Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart | 15. Februar 1971 | Nr. 226

Neue Untersuchungen über die Familien der Diptera Schizophora

(Diptera: Cyclorrhapha)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 108 Abbildungen

Einleitung

Vor einer Reihe von Jahren veröffentlichte ich eine Übersicht über „die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen" (Hennig 1958). Seither habe ich selbst, namentlich während meines Aufenthaltes am Entomology Research Institute in Ottawa (Canada), viele Formen kennengelernt, die mir 1958 noch nicht bekannt waren. Die Untersuchung der Acalyptraten des Baltischen Bernsteins (Hennig 1965 b; Zusammenfassung der Nachträge: Hennig 1969 a) hat nicht nur Aufschlüsse über das Mindestalter vieler Acalyptratenfamilien gebracht, sondern auch einige Gesichtspunkte zur Beurteilung der Merkmalsentwicklung in dieser Gruppe beigetragen. Schließlich und vor allem haben auch andere Autoren seit 1958 wesentliches zur Kenntnis der Schizophora beigesteuert.

Es schien mir daher an der Zeit, einen Nachtrag zu meiner Arbeit von 1958 zu veröffentlichen. Nicht zuletzt wurde dieser Entschluß bestimmt durch die Aufgabe, das Kapitel „Diptera" im Handbuch der Zoologie neu zu bearbeiten; denn in einer solchen Handbuchdarstellung ist es nicht möglich, alle von früheren Arbeiten abweichenden Auffassungen ausführlich zu begründen. Die folgende Darstellung, in deren Gliederung ich mich möglichst eng an meine Arbeit von 1958 halte, verfolgt daher einen ähnlichen Zweck wie meine kürzlich erschienene Arbeit über den Bau der Flügelwurzel und die Frage nach der Monophylie der Nematocera (Hennig 1968).

Unerwartete Bedenken gegen ihre Veröffentlichung ergaben sich dadurch, daß ich unmittelbar vor Abschluß des Manuskriptes, das nur noch einiger technischer Vorbereitungen für den Druck zu bedürfen schien, ein umfangreiches Manuskript von Mr. G. C. D. Griffiths (Edmonton, Canada) erhielt. In dieser Arbeit begründet der Verfasser nicht nur neue Deutungen einiger Merkmale, insbesondere des männlichen Kopulationsapparates, die in Zukunft unbedingt berücksichtigt werden müssen. Er kommt auch in der Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen einiger Familien zu teilweise recht abweichenden Ergebnissen. Daher erhob sich die Frage, ob es nicht besser wäre, die Veröffentlichung meines Manuskriptes bis zum Erscheinen der Arbeit von Griffiths zurückzustellen, und dann zu seinen Ergebnissen Stellung zu nehmen.

Ich habe mich trotzdem zur Veröffentlichung meiner Arbeit in ihrer jetzigen Form entschlossen, weil ich die längst überfällige Bearbeitung des Kapitels „Diptera" im Handbuch der Zoologie nicht weiterhin auf unbestimmte Zeit aufschieben kann, und weil es mir dort nicht möglich ist, meine derzeitigen Ansichten über das System der Schizophora ausführlich zu begründen. Außerdem werde ich weder Zeit noch Gelegenheit haben, mich in Zukunft noch eingehend mit den „Acalyptratae" zu beschäftigen und muß schon aus diesem Grunde meine Untersuchungen über diese Gruppe jetzt zum Abschluß bringen.

Um auf jeden Fall und von vornherein den möglichen Vorwurf zu entkräften, ich hätte unveröffentlichte Ergebnisse eines anderen Autors benutzt, um einige der hier vorgebrachten Ansichten zu begründen, habe ich diejenigen Bemerkungen, die ich nach Kenntnis der Untersuchungen von GRIFFITHS in das Manuskript eingefügt habe, in eckige Klammern gesetzt. Diese Bemerkungen betreffen vor allem eine stärkere Hervorhebung derjenigen Punkte, in denen ich selbst meine Ansichten über Verwandtschaftsbeziehungen nicht für so gut begründet halte, daß ich unbedingt an ihnen festhalten möchte. Außerdem übersende ich eine Kopie meines Manuskriptes (einschließlich Zeichnungen) an Mr. GRIFFITHS, der dadurch Gelegenheit erhält, sich in seiner Arbeit noch rechtzeitig vor deren Veröffentlichung mit den Ergebnissen meiner neueren Untersuchungen auseinanderzusetzen. Die phylogenetische Systematik der Schizophora wird davon, so hoffe ich, mehr Nutzen haben als von einer Zurückstellung der Veröffentlichung meines Manuskriptes oder durch deren vollständige Unterdrückung.

Für die Überlassung wichtigen Untersuchungsmaterials, ohne das mir eine Beurteilung seltener und umstrittener Gattungen nicht möglich gewesen wäre, bin ich insbesondere meinen Kollegen in Ottawa (vor allem J. F. MCALPINE, G. SHEWELL und R. VOCKEROTH), New York (P. WYGODZINSKY), Washington (G. STEYSKAL), London (A. C. PONT), Helsinki (W. HACKMAN), Paris (L. MATILE) und Eberswalde bei Berlin (G. MORGE) zu großem Dank verpflichtet.

I. Die einzelnen Merkmale und ihre Ausprägungsstufen

Die Möglichkeit, innerhalb einer größeren monophyletischen Gruppe, wie es die Cyclorrhapha und auch die Schizophora zweifellos sind, phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Teilgruppen festzustellen, hängt entscheidend davon ab, daß uns hinreichend viele Merkmale bekannt sind, deren Entwicklungsrichtung (von plesiomorphen zu apomorphen Ausprägungsstufen) sicher beurteilt werden kann. Es zeigt sich, daß immer wieder Merkmale gefunden werden, die bisher nicht beachtet wurden, die aber — mindestens in Einzelfällen — die Beantwortung umstrittener Fragen ermöglichen. Ein Beispiel aus der vorliegenden Arbeit ist die Gelenkverbindung zwischen dem 2. und 3. Fühlerglied, deren Untersuchung mindestens gezeigt hat, daß die Cryptochetidae nicht nahe mit den Drosophilidae verwandt sein können, wie gelegentlich (auch von mir selbst) vermutet worden ist. Wichtig ist weiterhin, daß die zur Beurteilung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen verwendeten Merkmale nicht durch zu wenige Stichprobenuntersuchungen bekannt sind.

Wir kennen bei den Cyclorrhaphen heute schon recht viele Teilgruppen, die wir mit großer Wahrscheinlichkeit als monophyletisch betrachten dürfen. Die Merkmale, die eine solche Annahme begründen können, sind aber nicht dieselben, mit deren Hilfe sich die zwischen den betreffenden Gruppen bestehenden Verwandtschafts-

beziehungen ermitteln lassen. Dazu brauchen wir diejenigen, an sich ebenfalls abgeleiteten Merkmale ihres Grundplanes, die sie mit einigen, aber nicht mit allen anderen monophyletischen Gruppen teilen. Leider kennen wir die Grundplanmerkmale auch der am besten begründeten monophyletischen Teilgruppen der Schizophora bis jetzt nur sehr ungenügend; aber nur mit Grundplanmerkmalen können wir arbeiten, wenn wir phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen aufdecken wollen.

Der sicheren Feststellung der tatsächlichen Grundplanmerkmale einer Gruppe stehen aber sehr große praktische, zur Zeit noch unüberwindbare Schwierigkeiten im Wege: Viele Arten, deren Untersuchung wichtig wäre, sind in den Sammlungen selten, vielleicht nur durch die Holotypen bekannt, und können daher nicht genauer untersucht werden. Dazu kommt der riesige Zeitaufwand, der nötig wäre, wenn man namentlich die nicht ganz oberflächlich liegenden Merkmale bei sehr vielen Arten wirklich sorgfältig untersuchen wollte.

Daraus ergibt sich, daß die Angaben, die in der vorliegenden Arbeit wie in jeder anderen über die mutmaßlichen Verwandtschaftsbeziehungen vieler an sich sicher monophyletischer Teilgruppen der Schizophora gemacht werden, notgedrungen nur vorläufigen Charakter haben können. Die Aufzählung der Übereinstimmungen in anscheinend apomorphen Merkmalen (Synapomorphien), auf denen unsere Schlüsse beruhen, können in vielen Fällen nur als Anregungen zur Ergänzung der bisherigen Stichprobenuntersuchungen gelten.

Wer daran Anstoß nimmt, daß sich die Systeme verschiedener Autoren, die alle nach den Grundsätzen und mit den Methoden der phylogenetischen Systematik arbeiten, heute oft noch in wesentlichen Punkten voneinander unterscheiden, und wer geneigt ist, diesen Umstand gegen die Brauchbarkeit dieser Grundsätze und Methoden anzuführen, der möge bedenken, daß die Schizophora eine Gruppe sind, die an Artenzahl etwa die Säugetiere mindestens um das 5fache übertrifft. Niemand wird aber von einem einzelnen Autor verlangen, daß er über alle Fragen des phylogenetischen Systems der Säugetiere ein sicheres und zutreffendes Urteil hat. Die mögliche Empfehlung, daß sich unter diesen Umständen jeder Autor auf eine engere Teilgruppe der Schizophora beschränken sollte, ist mindestens zur Zeit nicht durchführbar, denn es zeigt sich, daß die Bedeutung vieler Merkmale nur dann richtig erkannt werden kann, wenn man seinen Untersuchungsbereich gerade nicht auf einzelne Teilgruppen der Schizophora einschränkt.

Zu den wichtigsten Ergebnissen der letzten Jahre gehört die Ausscheidung heterogener Elemente aus verschiedenen seit langem anerkannten Familien (z. B. die Ausscheidung der Gattung *Tapeigaster* aus der Familie Neottiophilidae, der Gattungen *Orygma, Apetaenus* und *Listriomastax* aus der Familie Coelopidae, der Gattung *Heloclusia* aus der Familie Heleomyzidae, der Gattung *Clusina* aus der Familie Clusiidae usw.), die erst dadurch zu wirklich monophyletischen Gruppen des Systems werden oder sich diesem Status wenigstens genähert haben. Dieser Prozeß, dessen Bedeutung nicht unterschätzt werden sollte, ist sicher noch lange nicht abgeschlossen. Mit seinem Fortschreiten nähert sich aber die Zeit, in der die sehr sorgfältige Untersuchung möglichst vieler Merkmale im engeren Umkreis gesicherter monophyletischer Gruppen zur genauen Feststellung ihres Grundplanes die vordringlichste Aufgabe der Schizophoren-Systematik werden wird.

Ein allgemeines Merkmal, das ich 1958 nicht erwähnt habe, das aber zweifellos berücksichtigt zu werden verdient, ist die Körpergröße. Sicherlich hängt das Auftreten von Reduktionen (z. B. im Flügelgeäder) unter anderem auch mit der Ver-

kleinerung des ganzen Körpers zusammen. Dieser Gesichtspunkt scheint mir bei den Schizophora noch niemals wirklich klar herausgearbeitet worden zu sein. Er dürfte aber bei einigen Gruppen (z. B. bei den Drosophiloidea, Anthomyzoidea usw.) zum Verständnis der Merkmalsentwicklung und damit zur Feststellung der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen von Bedeutung sein.

A. Merkmale des Kopfes

1. Kopfborsten. Die Untersuchung der Acalyptratae des Baltischen Bernsteins hat gezeigt, daß die Reduktion der Frontorbitalborsten (*ors*) bei verschiedenen Verwandtschaftsgruppen unabhängig erfolgt ist (Hennig 1965 b). Bei nicht wenigen Familien besitzen die Vertreter im Baltischen Bernstein eine größere Zahl von Frontorbitalborsten als die rezenten Arten (Lauxaniidae: 2 *ors* bei allen rezenten Arten, gelegentlich weniger, 4 *ors* bei *Hemilauxania* im Bernstein; Sepsidae: höchstens 3 *ors* bei den rezenten Arten, 4 *ors* bei *Protorygma* im Bernstein) oder sie stimmen in diesem Merkmal wenigstens mit denjenigen rezenten Arten der betreffenden Familie überein, bei denen die größte Zahl von Frontorbitalborsten vorhanden ist.

Das spricht entschieden dafür, daß für den Grundplan der Schizophora eine vollständige, bis zum Vorderrande der Stirn ausgedehnte Reihe von Frontorbitalborsten anzunehmen ist, eine Folgerung, die man auch schon aus der vergleichenden Untersuchung der rezenten Arten ziehen konnte. Wie groß die genaue Zahl der Frontorbitalborsten im Grundplan anzusetzen ist, läßt sich schwer beurteilen. Manches spricht dafür, daß ursprünglich jederseits 4 Frontorbitalborsten vorhanden waren. Das bedeutet aber nicht, daß in jedem Einzelfalle eine größere Zahl von Frontorbitalborsten (z. B. 4) ursprünglicher sein muß als eine geringere (z. B. 3). Eine sekundäre Vergrößerung der Zahl von Frontorbitalborsten läßt sich in manchen Fällen (siehe z. B. Micropezoidea S. 28) mit Sicherheit feststellen. Immer aber dürfte die Beschränkung der Frontorbitalborstenreihe (*ors*) und der sie tragenden Scheitelplatten auf die obere Stirnhälfte dort, wo sie auftritt, als abgeleitetes (apomorphes) Merkmal zu deuten sein.

Wenn diese Entwicklung, d. h. der Rückzug der *ors* auf die obere Stirnhälfte, einmal eingetreten ist, können die *ors* auf der unteren Stirnhälfte allenfalls durch andere Borsten (*ori*) ersetzt werden.

Zweifellos wird es notwendig sein, die Veränderungen in der Garnitur der Kopfborsten einmal auf ihre funktionelle und morphologische Bedeutung hin zu untersuchen, und ich bin überzeugt, daß solche Untersuchungen zu interessanten Ergebnissen führen würden. Oberflächliches Vergleichen könnte auf diesem schwierigen Gebiet aber nur zu Fehlschlüssen führen. Deshalb möchte ich hier auf 2 Arbeiten von Sondhi (1962, 1963) hinweisen (Abb. 1).

Dieser Autor hat in seinen Experimenten mit *Drosophila* das Auftreten einer neuen Borste („neomorphic bristle") beobachtet, und er homologisiert — er spricht ausdrücklich von „Homologie" — diese Borste (1963 in den Abbildungen durch Bezeichnung mit der gleichen Nummer „7") mit der oberen (reklinaten) Frontorbitalborste von *Aulacigaster leucopeza* Meigen. Das ist aber falsch, denn die der oberen (reklinaten) *ors* von *Aulacigaster* entsprechende Frontorbitalborste ist auch bei normalen Exemplaren von *Drosophila* vorhanden. Sie wird dort von Sondhi aber als „3" bezeichnet. Ferner homologisiert Sondhi die innere Vertikalborste (*vti*) von *Aulacigaster* („8") fälschlich mit den Postvertikalborsten von *Drosophila*, die in Wirklich-

keit bei *Aulacigaster* fehlen. Die den *vti* („8") von *Aulacigaster* entsprechende Borste wird von Sondhi bei *Drosophila* mit „4" bezeichnet. Schließlich fehlt die proklinate Borste von *Drosophila* („1") bei *Aulacigaster*. Die von Sondhi mit ihr homologisierte Borste („1") ist vielmehr der bei *Drosophila* als „2" bezeichneten Borste homolog. Infolgedessen sind auch die von Sondhi gezogenen Schlüsse hinfällig. Der „neomorphic bristle" der Sondhi'schen Exemplare von *Drosophila* entspricht keine „homologe" Borste der Aulacigastridae!

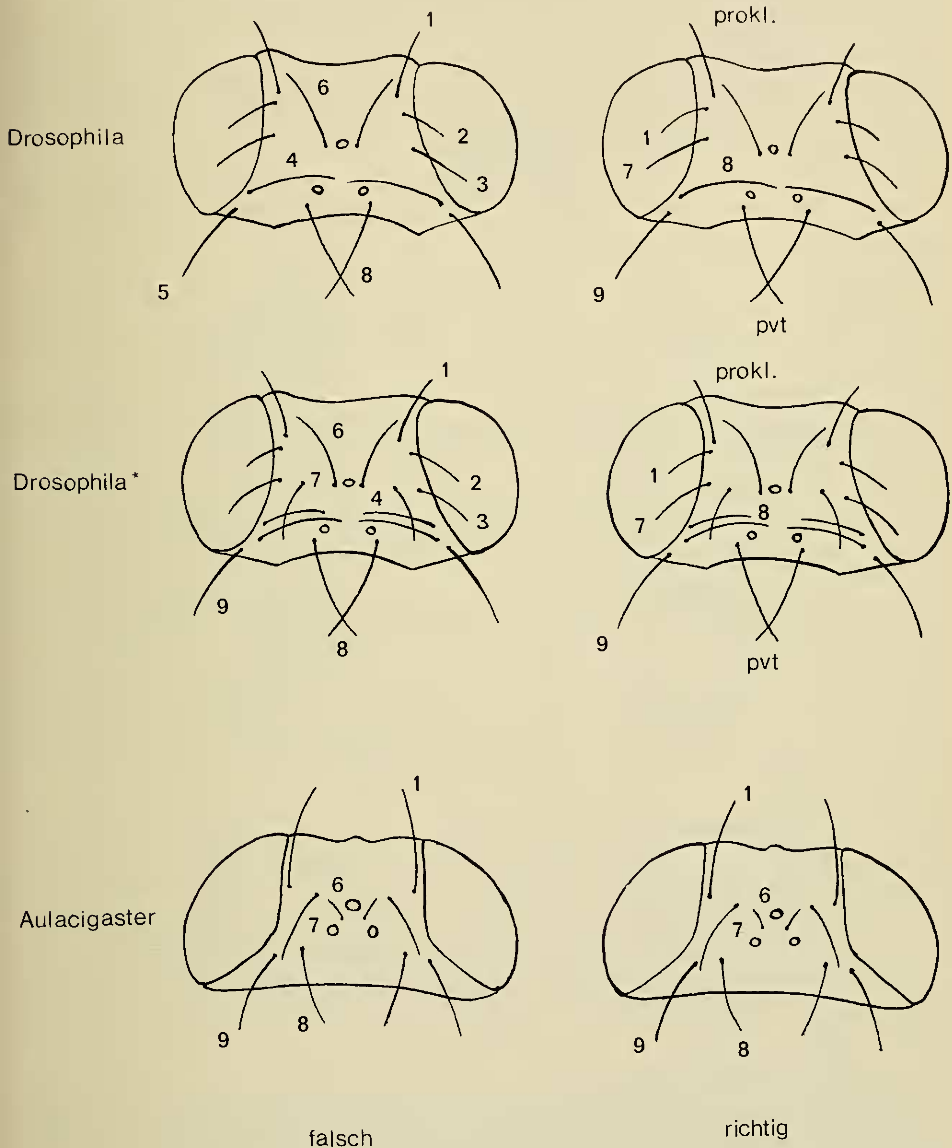


Abb. 1. Kopfborsten von *Drosophila* (oben) und *Aulacigaster* (unten). Linke Reihe: falsche Homologisierung (nach Sondhi), rechte: richtige Homologisierung auf der Grundlage von *Aulacigaster*. Zur Erklärung siehe den Text S. 4—5.

Meine Ausführungen über die Vibrissen und Postvertikalborsten sind von D. K. McAlpine gründlich mißverstanden worden: siehe darüber bei den Micropezoidea (S. 25—26).

2. Fühler. Ein wichtiges, noch keineswegs ausgeschöpftes Merkmal sind die Fühler. Im Grundplan der Schizophora sind sie offenbar nach vorn gerichtet, wobei die Längsachsen aller 3 Glieder etwa eine Gerade bilden. Die beiden ersten Glieder sind verhältnismäßig kurz, das 3. ist kurz-oval, wahrscheinlich mit dorsaler oder subapikaler Fühlerborste (Arista). Die distale Abschlußmembran des 2. Gliedes greift mit einem zapfen- oder kegelförmigen Vorsprung mehr oder weniger tief in das 3. Fühlerglied ein, dessen Proximalwand entsprechend eingefaltet ist. Der distale Dorsalrand des 2. Gliedes ist ausgerandet oder eingeschnitten, und diesem Einschnitt entspricht ein lappenförmiger Vorsprung des 3. Fühlergliedes.

Vielleicht sind diese Merkmale aus dem Grundplan einer übergeordneten Gruppe in den der Schizophora übernommen worden, denn sie sind auch bei Syrphidae (z. B. *Eristalis*, Abb. 2) vorhanden.

Bei vielen Schizophora kommt es nun dazu, daß die Fühler mindestens in der Ruhe nicht nach vorn, sondern nach unten gerichtet werden, so daß die Längsachse des 3. Gliedes mehr oder weniger parallel zur Vorderfläche der Praefrons (des „Untergesichtes") verläuft. Eine solche Richtungsänderung in der Fühlerhaltung ist aber nicht ohne bestimmte Voraussetzungen möglich: Eine Bewegung der Fühler nach unten kann mit ausreichender Amplitude schwerlich in dem Gelenk zwischen 1. Fühlerglied und Kopfkapsel erfolgen; denn dieses Gelenk liegt ja in der Ebene der Praefrons, aus der es sich nicht entfernen kann. Es zeigt sich denn auch, daß bei allen untersuchten Formen mit nach unten gerichteten Fühlern die Bewegung offenbar hauptsächlich zwischen dem 1. und 2. Fühlerglied erfolgt. Die Gelenköffnung des 1. Gliedes ist groß und schräg nach vorn unten gerichtet (Lonchaeidae, Abb. 5, Calyptratae, Abb. 4, 96, Drosophiloidea, Abb. 7—10). Die oben beschriebene, anscheinend besonders feste Verbindung zwischen dem 2. und 3. Glied verhindert wahrscheinlich eine ausgedehntere Bewegung des Fühlers in dem Gelenk zwischen diesen beiden Gliedern. Die ursprünglich (Abb. 2) in einer Geraden liegenden Längsachsen der 3 Fühlerglieder erhalten auf diese Weise bei Formen mit hängenden Fühlern einen Knick, der zwischen der Achse des 1. Gliedes und den annähernd in einer Linie verbleibenden Achsen des 2. und 3. Gliedes liegt.

Das 1. Fühlerglied ist oft verlängert (Abb. 7—10 u. a.). Wahrscheinlich liegt der Grund dafür darin, daß die nach unten gerichteten Fühler von der ursprünglich ja ziemlich flachen Praefrons entfernt gehalten werden müssen. Das wird unnötig, wenn in der Praefrons „Fühlergruben" gebildet werden, seien das nun durch einen Mittelkiel getrennte Einzelgruben für jeden der beiden Fühler oder eine einheitliche, durch Zurückweichen der oberen Praefrons gebildete unpaare „Fühlergrube". In diesem Falle kann die Verlängerung des 1. Fühlergliedes unterbleiben oder rückgängig gemacht werden.

Bei allen Veränderungen, die mit der nickenden Fühlerhaltung verbunden sind, handelt es sich um verhältnismäßig einfache Vorgänge: Verlängerung von Fühlergliedern, Vergrößerung und Schrägstellung von Gelenkflächen, Entstehung einfacher oder paariger Vertiefungen in der Praefrons usw. Es ist klar, daß manche dieser Veränderungen zum gleichen Ziele führen und deshalb einander ersetzen oder auch in mannigfacher Kombination ergänzen können. Sicher ist auch, daß im Laufe der phy-

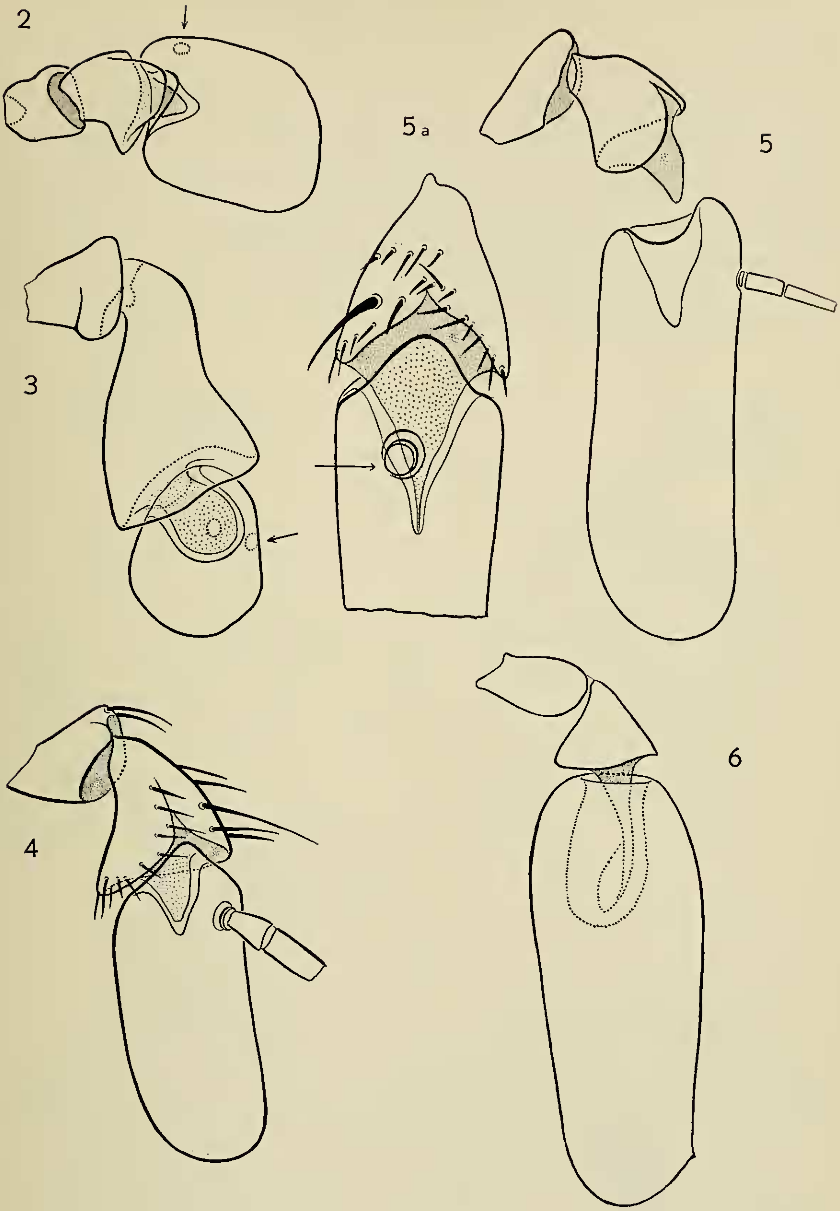


Abb. 2—6. Fühler von *Eristalis arbustorum* L. (2; Syrphidae, wahrscheinlich dem Grundplan der Schizophora nahestehend), *Sicus ferrugineus* L. (3; Conopidae), *Pegomya bicolor* Wiedemann (4; Anthomyiidae), *Spermatolonchaea fumosa* Egger (5; Lonchaeidae) und *Cryptochetum buccatum* Hendel (6; Cryptochetidae). Die Pfeile in Abb. 2, 3 und 5 a weisen auf die Einlenkung der nicht gezeichneten Fühlerborste (Arista) hin.

logenetischen Entwicklung Rückläufigkeiten aufgetreten sein können. Ebenso sicher aber ist, daß in ein und derselben Verwandtschaftsgruppe in der Fühlerentwicklung ebensowenig ein regelloses Durcheinander anzunehmen ist wie bei anderen Entwicklungsvorgängen. Zweifellos kann in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen der gleiche Endzustand auf denselben oder auf verschiedenen Wegen erreicht worden sein, und ebenso zweifellos können gewisse Endzustände (im Falle rückläufiger Entwicklung) den Ausgangsstufen manchmal zum Verwechseln ähnlich sein. Die Aufgabe, scheinbar oder tatsächlich gleichen Merkmalskombinationen und ihren Trägern ihren richtigen Platz in verschiedenen Entwicklungsreihen oder andererseits verschiedenen Merkmalsausprägungen ihren Platz in ein und demselben Entwicklungsgange anzuweisen, besteht bei den Fühlern ebenso wie bei anderen Organen, und sie macht nicht den geringsten der Werte und Reize aus, die das Arbeiten auf dem Gebiete der phylogenetischen Systematik vor dem in der phaenetischen Systematik voraus hat.

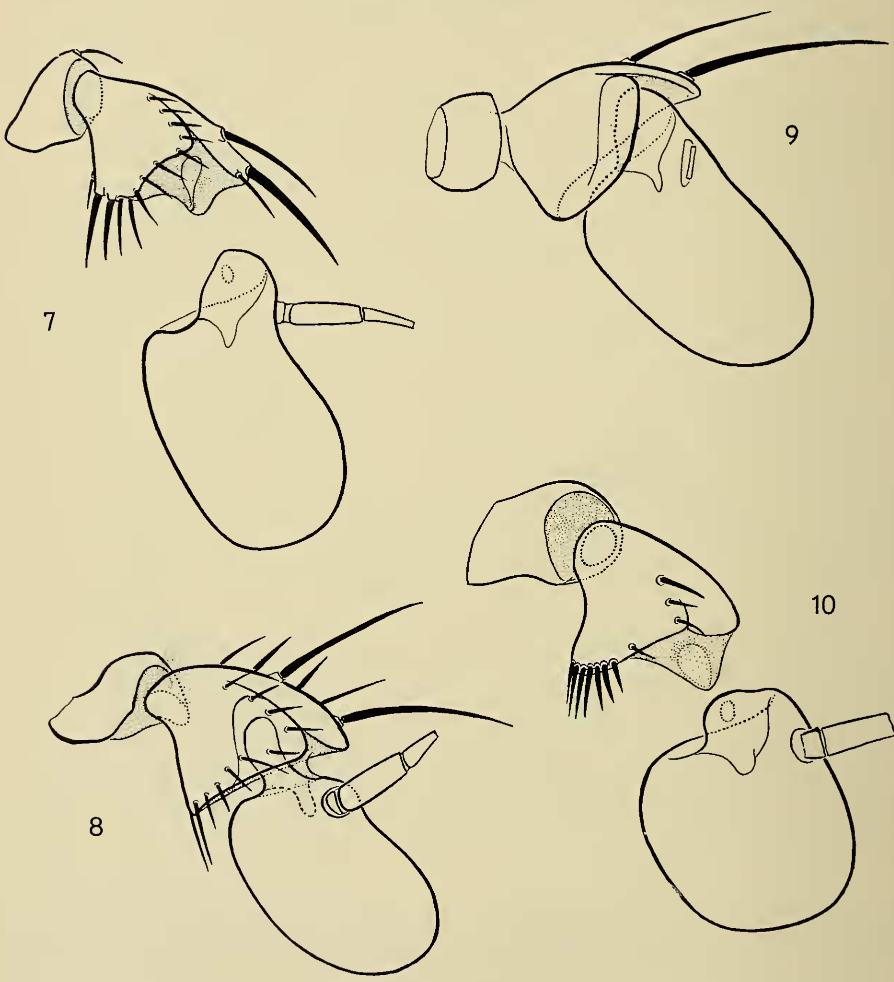


Abb. 7—10. Fühler von *Diastata unipunctata* Zetterstedt (7; Diastatidae), *Camilla acutipennis* Loew (8; Camillidae), *Notiphila riparia* Meigen (9; Ephydridae) und *Napaea aquila* Fallén (10; Ephydridae).

Beim gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse, die notgedrungen auf verhältnismäßig wenigen Stichprobenuntersuchungen beruhen, ist es nur möglich, auf wenige Fälle hinzuweisen, in denen die Bedeutung der Fühlerbildung offenbar wird: FERRIS (1950) beschrieb bei *Drosophila* einen Fortsatz, der vom 3. in das 2. Fühlerglied hineinragt. Ich fand ähnliches bei *Curtonotum* und *Camilla* (Abb. 8). Eine Untersuchung relativ ursprünglicher Vertreter der Drosophiloidea ergab, daß hier der proximale Lappenfortsatz des 3. und der dorsolaterale Einschnitt des 2. Fühlergliedes ungewöhnlich stark ausgebildet sind (*Diastata*, Abb. 7). Im ungestörten Verband der Fühlerglieder wird hier und bei manchen Ephydridae (*Notiphila*, Abb. 9) der Lappen des 3. Gliedes sogar vom Außenrande des 2. Fühlergliedes bedeckt. Die Verhältnisse bei *Drosophila*, *Curtonotum* und *Camilla* sind offenbar als Weiterbildungen dieses Vorzustandes zu verstehen: Der Lappen des 3. Gliedes ist vollständig in das Innere des 2. geraten, anscheinend dadurch, daß die Außenwand sich vergrößerte und ihr Distalrand eine geschlossene elliptische Form gewann (*Camilla*, Abb. 8). Die Ränder des dorsolateralen Einschnittes sind aneinandergerückt, aber nicht miteinander verschmolzen, so daß ein langer Spalt entstanden ist. Die zum Grundplan der Schizophora (und vielleicht schon zu dem einer übergeordneten Gruppe) gehörende kegelförmige Verbindung zwischen dem 2. und 3. Fühlerglied bleibt auch bei den Drosophiloidea erhalten. Sie hat nichts mit dem von FERRIS beschriebenen, vom 3. in das 2. Glied hineinragenden Fortsatz zu tun.

Die Besonderheiten der Fühlerbildung sind zunächst ein zusätzliches Merkmal zur Stützung der aus anderen Gründen schon wahrscheinlichen Annahme, daß die Drosophiloidea als monophyletische Gruppe anzusehen sind. Sie zeigen weiterhin, daß gewisse Familien, für die früher Zugehörigkeit zu den Drosophiloidea angenommen wurde (Aulacigastridae, Periscelidae, Asteiidae, Canacidae, Sphaeroceridae; vgl. im speziellen Teil bei der Besprechung dieser Familien) sicher nicht in diese Gruppe gehören. Außerdem sprechen sie dafür, daß die Camillidae mit den Curtonotidae und den Drosophilidae näher verwandt sind als mit den Ephydridae (siehe dazu S. 56).

Schließlich werfen die Verhältnisse bei den Drosophiloidea auch Licht auf die Entstehung des Längsspaltes im 2. Fühlerglied der Calyptratae, bei denen er als besonders charakteristisches Gruppenmerkmal gilt. Festzustehen scheint, daß der Längsspalt nicht als völlig neues Merkmal bei den Calyptratae entstanden ist. In seinen Anfangsstufen dürfte er schon zum Grundplan der Schizophora gehören (siehe oben, S. 6, und Abb. 2). Abgeleitet ist bei den Calyptratae nur die Länge des Spaltes, die hier aber auch nicht bedeutender ist als bei den meisten Drosophiloidea, bei (allen?) Psilidae, Trypetidae und vielleicht bei anderen Familien, die noch nicht genauer untersucht sind. Vielleicht hängt die Länge des Spaltes bei den Calyptratae (und anderen) mit der Verlängerung des 2. Fühlergliedes zusammen, die deutlich auffällt, wenn man diese Gruppe (Abb. 4, 96) mit den Lonchaeidae vergleicht (Abb. 5), die meist ein ähnlich verlängertes 3. Fühlerglied haben.

Bei *Calliphora* wurde nachgewiesen, daß die Fühler der Registrierung von Luftströmungen während des Fluges dienen (siehe SCHNEIDER 1964). Dabei kommt es zu vibrierenden Bewegungen des 3. Fühlergliedes, die vom Johnstonschen Sinnesorgan (im 2. Fühlerglied) registriert werden. Bei der engen Verbindung der beiden Fühlerglieder durch den Dorsolateralfortsatz des 3. Gliedes mag es dann von Bedeutung sein, daß die Wand des 2. Gliedes nicht starr geschlossen ist, sondern infolge des Längsspaltes elastische Ausgleichsbewegungen durchführen kann. Vielleicht ist auch die Stellung der Fühlerborste (Arista) von Bedeutung. Mögen das auch vorerst reine

Spekulationen sein, so zeichnet sich hierdurch doch wohl die Möglichkeit einer Erklärung für das Vorhandensein dieses bisher ebenso rätselhaften wie systematisch bedeutungsvollen Merkmales ab. Während die meisten Drosophiloidea ein verhältnismäßig langes 3. Fühlerglied besitzen, ist dies bei einigen Ephydridae (Abb. 10: *Napaea*; noch stärker ausgeprägt vielleicht bei anderen Arten) kurz und fast rundlich. Der Spalt im 2. Fühlerglied ist zwar noch deutlich, aber kurz. Das deutet vielleicht auf Rückbildungserscheinungen hin, bei denen noch zu untersuchen wäre, inwieweit sie mit der bei vielen Ephydridae so stark ausgeprägten Vorwölbung der

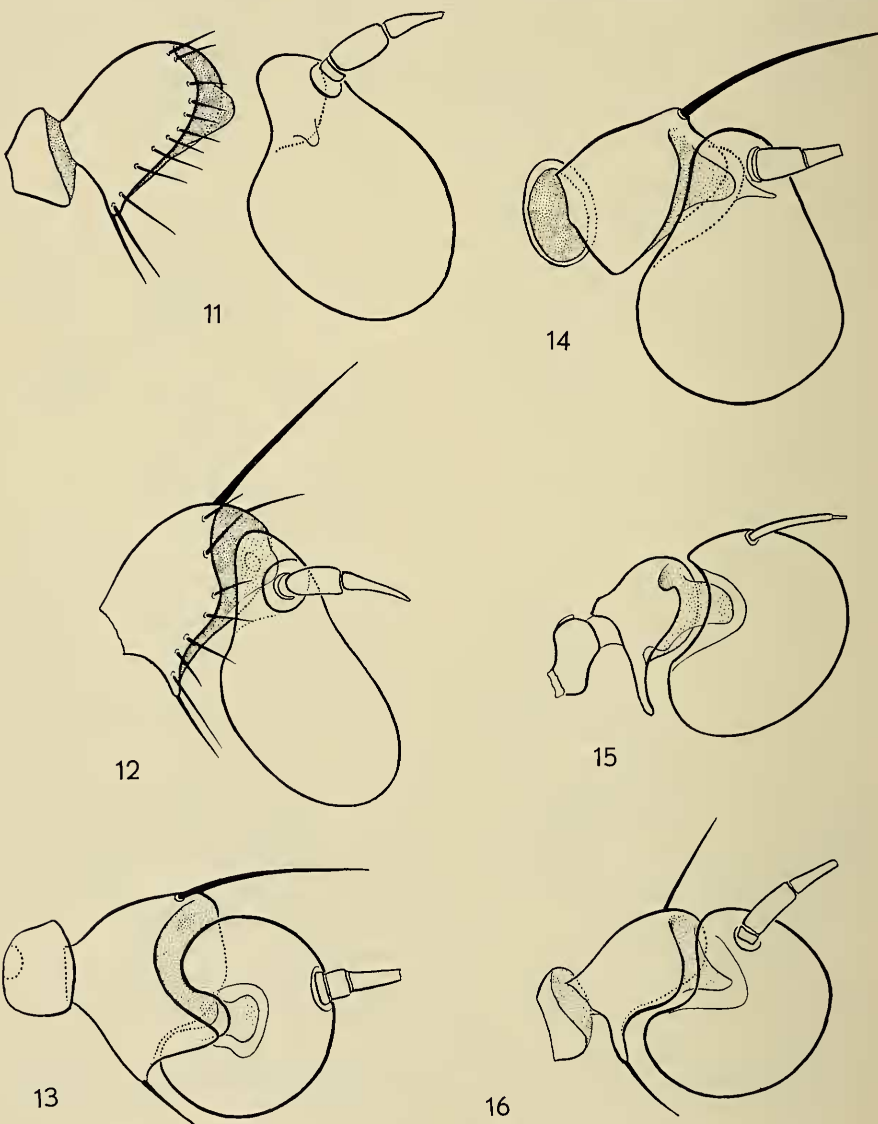


Abb. 11—16. Fühler von *Paranthomyza nitida* Meigen (11, 12; Anthomyzidae), *Clusia flava* Meigen (13; Clusiidae), *Asteia concinna* Meigen (14; Asteiidae), *Aulacigaster leucopeza* Meigen (15; Aulacigastridae) und *Chyromya oppidana* Meigen (16; Chyromyidae).

Praefrons zusammenhängen. Auf jeden Fall scheint deutlich zu sein, daß aus verlängerten, nickenden auch verkürzte, nicht mehr so deutlich nach unten gerichtete Fühler mit mehr oder weniger rundlichem bis scheibenförmigem 3. Glied hervorgehen können.

Das ist vielleicht nicht ohne Bedeutung für das Verständnis einer anderen Gruppe von Familien, die ich unter dem Namen „Anthomyzoidea" zusammenfasse. Hier gibt es nicht wenige Formen (Periscelidae, Anthomyzidae, einige Aulacigastridae wie *Planinasus, Cyamops, Stenomicra*; vgl. Abb. 11, 12, 14), bei denen die Fühler hakenartig ausgebildet sind, wobei das 3. Glied schräg nach unten gerichtet ist. Wie bei den Drosophiloidea, Lonchaeidae, Calyptratae und anderen Gruppen mit nickenden Fühlern liegen auch bei den genannten Anthomyzoidea die Längsachsen der 3 Fühlerglieder nicht in einer Geraden. Die Abknickung erfolgt hier aber nicht wie bei jenen Gruppen zwischen dem 1. und 2., sondern zwischen dem 2. und 3. Fühlerglied. Die Längsachse des 3. Gliedes steht annähernd senkrecht auf der des 2. und 3. Gliedes. Dadurch wird der charakteristische Eindruck von Haken hervorgerufen. Das Gelenk am Ende des 1. Gliedes ist nicht schräg gestellt, sondern steht quer zur Längsachse des 1. und 2. Gliedes.

Gewisse Schwierigkeiten ergeben sich nun daraus, daß nicht bei allen Anthomyzoidea diese charakteristische Fühlerbildung vorhanden ist. Einige Aulacigastridae z. B. haben ein scheibenförmiges 3. Fühlerglied, und die Längsachsen aller 3 Glieder liegen nahezu in einer Ebene. Noch deutlicher ist das vor allem bei den Clusiidae (Abb. 13), die nach anderen Merkmalen ebenfalls zu den Anthomyzoidea zu gehören scheinen. Andere Formen nehmen eine gewisse „Zwischenstellung" ein.

Wenn wir das Auftreten der so charakteristischen Hakenfühler bei den Periscelidae, bei einigen (und gerade bei den nach ihren sonstigen Merkmalen relativ ursprünglichen) Aulacigastridae und Anthomyzidae nicht als Konvergenz deuten wollen, müssen wir die nach vorn gerichteten Fühler einiger Anthomyzoidea mit ihrem scheibenförmigen 3. Glied als abgeleitete Gebilde ansehen, die aus den Hakenfühlern des Grundplanes dieser Gruppe hervorgegangen sind.

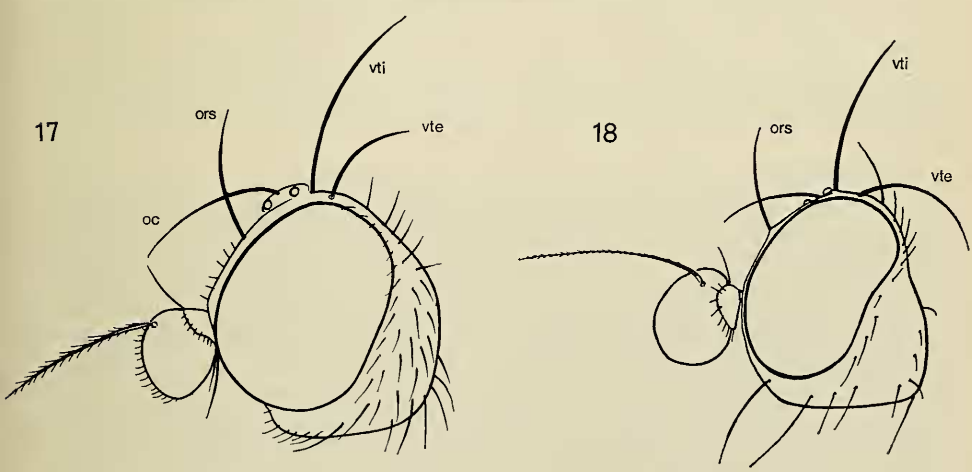


Abb. 17—18. Kopfprofil von *Anomalochaeta guttipennis* Zetterstedt (17; Opomyzidae) und einer unbeschriebenen Art aus der *Teratomyza*-Gruppe (18; Mt. Glorious, Queensland, Australien, 5. VII. 64, G.B. Monteith leg. ERI, Ottawa).

Daß dies möglich ist, zeigen vielleicht die Asteiidae. Hier (Abb. 14) zeigt die Verbindung der Fühlerglieder noch die charakteristische Hakenform, die übrigens bei getrockneten Tieren kaum erkennbar ist. Das 3. Fühlerglied befindet sich aber in seiner auffälligen distalen Verbreiterung und Abrundung wohl schon auf dem Wege zur Scheibenform. Das 1. Fühlerglied ist zu einem sehr schmalen Ring reduziert.

Für die Aulacigastridae habe ich sinngemäß schon 1969 (b) darauf aufmerksam gemacht, daß die scheinbar ursprünglichen Fühler der Gattungen *Schizochroa* und *Aulacigaster* möglicherweise aus Hakenfühlern hervorgegangen sein könnten.

Bei anderen Familien zeigt die Form des 3. Fühlergliedes vielleicht ebenfalls den Übergang zur Scheibenform. Die Längsachse des schon fast rundlichen Gliedes ist schräg nach unten gerichtet, und man gewinnt den Eindruck, daß hier ein ursprünglich längeres 3. Fühlerglied gleichsam gestaucht worden ist (Abb. 17, *Anomalochaeta*: Opomyzidae).

Aufschlußreich könnte vielleicht auch die *Teratomyza*-Gruppe sein. In dieser sicherlich monophyletischen Gruppe kommen neben Arten, deren Fühler durchaus an die der Opomyzidae erinnern (Abb. 18) auch solche vor, deren Fühler in scheinbar ursprünglicher Lage nach vorn gestreckt sind (Abb. 19). Aber gerade das sind die

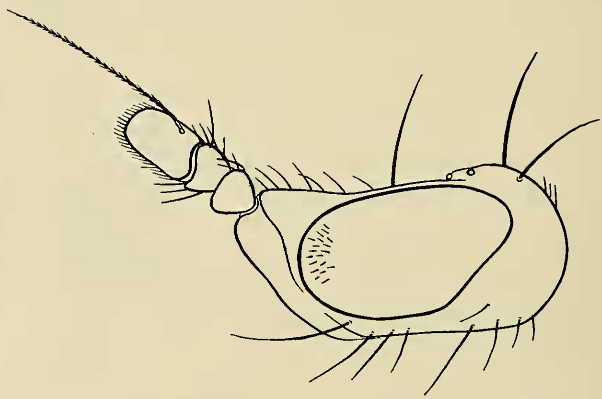


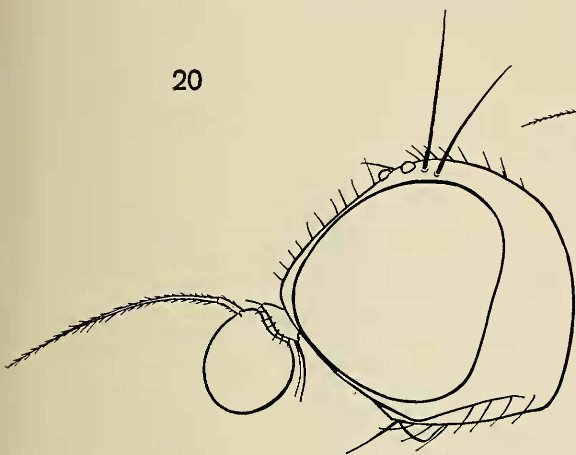
Abb. 19. Kopfprofil einer unbeschriebenen Art aus der *Teratomyza*-Gruppe (Nova Teutonia, Süd-Brasilien; ERI, Ottawa).

nach anderen Merkmalen besonders stark abgeleiteten Formen, und deshalb darf man vielleicht annehmen, daß sie auch in der Fühlerbildung stärker abgeleitet sind. Ganz ähnlich scheinen die Verhältnisse bei den Clusiidae zu liegen. Auch hier gibt es Gattungen (*Allometopon*, Fig. 20 bei D. K. McAlpine 1960), deren Fühler sehr an die der Opomyzidae (Abb. 17) erinnern, und bei denen man sich vorstellen könnte, daß sie aus Hakenfühlern entstanden sind. Scheibenförmig ist das 3. Fühlerglied bei den meisten Clusiidae (Abb. 13) und stark verlängert sind das 2. und 3. Glied bei *Parahendelia* (besonders bei den Männchen). Die Arten der Gattung *Hendelia* (Textfig. 6 und 7 bei Czerny 1928) und die beiden Geschlechter von *Parahendelia* (Fig. 16 und 10 bei D. K. McAlpine 1960) zeigen vielleicht, wie die sekundär verlängerten Fühler dieser Gattung entstanden sind.

Möglicherweise wird eine genaue Untersuchung der Verbindung zwischen 2. und 3. Fühlerglied zeigen können, in welchen Fällen vorgestreckte Fühler mit verlänger-

tem 3. Glied ursprünglich sind, und in welchen Fällen dieser Zustand sekundär entstanden ist. Bei ursprünglichen Formen ist zu erwarten, daß der dorsolaterale Proximalfortsatz des 3. Gliedes, der in den distalen Einschnitt des 2. Gliedes eingreift, gut entwickelt ist, während er bei abgeleiteten durch die vorausgehende Aufstauchung des 3. Gliedes unterdrückt wurde. Genauere Untersuchungen scheitern, namentlich bei den Clusiidae und bei der *Teratomyza*-Gruppe, vorerst an der Seltenheit der Tiere in den Sammlungen.

20



21

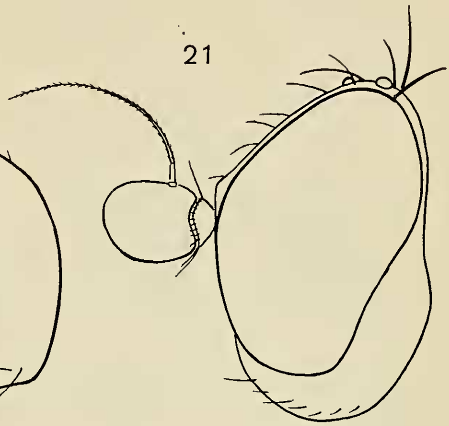


Abb. 20—21. Kopfprofil von *Schizostomyia* spec. (ERI, Ottawa) und von *Gayomyia* spec. (Petrie, Queensland, Australien, G.B. Monteith leg. 5. IX. 65, ERI, Ottawa).

Bei den Gattungen *Schizostomyia* (Abb. 20) und *Gayomyia* (Abb. 21), die nach ihren sonstigen Merkmalen ebenfalls zu den Anthomyzoidea zu gehören scheinen, deutet nichts darauf hin, daß ihre Fühler aus Hakenfühlern, so wie sie bei den Anthomyzidae, Periscelidae, Aulacigastridae usw. vorkommen, hervorgegangen sind. Ich konnte diese Gattungen aber nur an trockenen Exemplaren, nicht an mikroskopischen Präparaten untersuchen. Die Anregung, bei der Suche nach den Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gattungen auch die Fühler einzubeziehen, bleibt bestehen.

Bei den Milichiidae (Abb. 28), Sphaeroceridae (Abb. 29; auch von HEYMONS 1943 beschrieben und abgebildet) und Chloropidae (Abb. 25) ist am 3. Fühlerglied keine Spur eines dorsalen oder dorsolateralen Proximalfortsatzes vorhanden. Die Umrandung der Gelenkfläche ist gleichmäßig kreisrund bzw. elliptisch. Die Umrandung der distalen Gelenkfläche des 2. Fühlergliedes hat die gleiche Form oder er ist oben nur ganz flach ausgerandet, so daß man von einem Einschnitt keinesfalls sprechen kann. Erwähnung verdient auch die Art der Gelenkverbindung zwischen dem 2. und 3. Fühlerglied. Mindestens bei den untersuchten Formen ist die Membranfalte nicht kurz und kegelförmig zugespitzt, sondern lang (im Verhältnis zur Kürze des 3. Fühlergliedes) und keulenförmig, am Ende breit abgerundet. Vielleicht hängt das mit der Auflockerung der Verbindung zwischen den beiden Flügelgliedern zusammen, die mit dem Wegfall des dorsolateralen Proximalfortsatzes des 3. Gliedes gegeben ist; denn eine ähnliche Form der membranösen Gelenkverbindung kommt auch bei Clusiidae

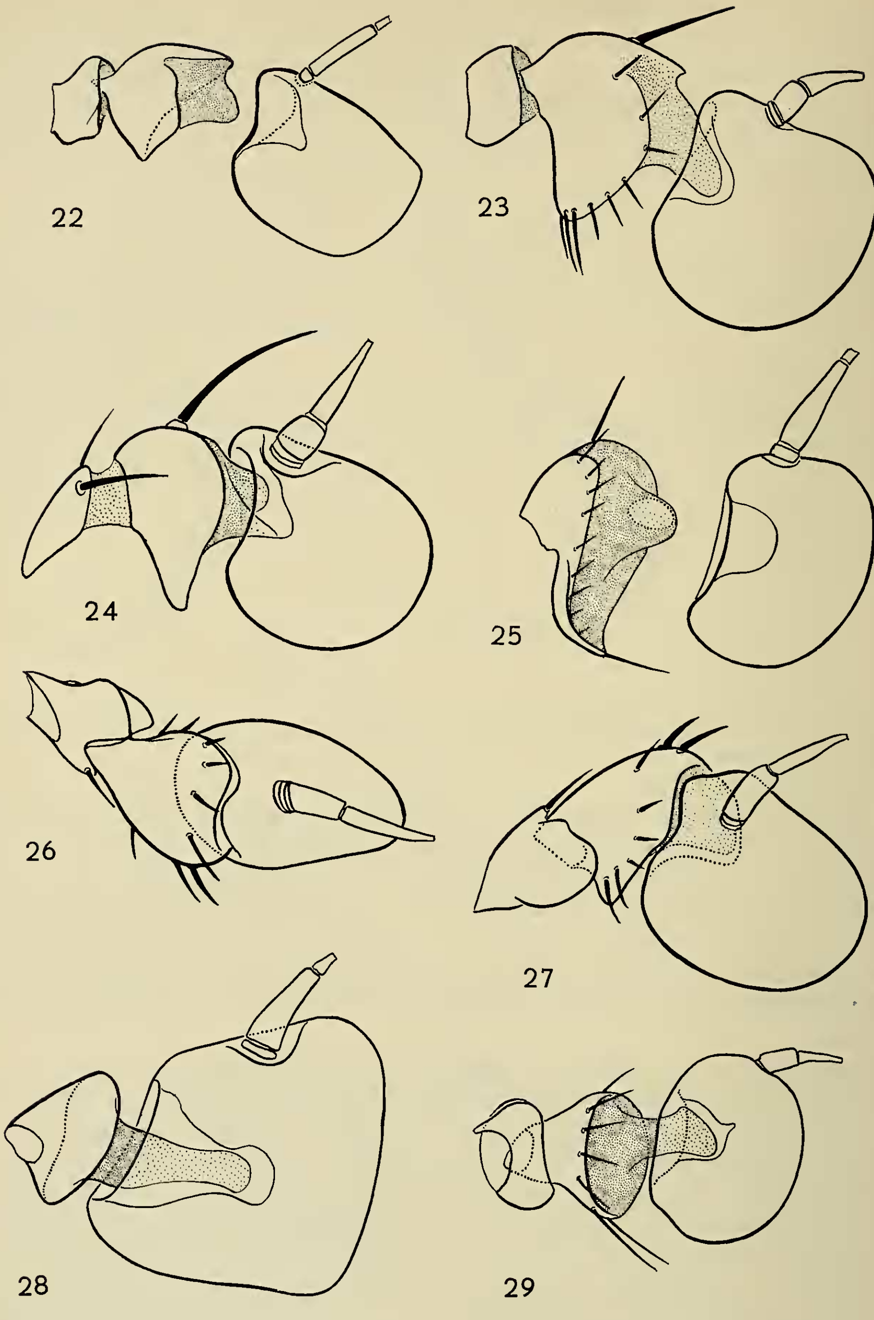


Abb. 22—29. Fühler von *Chamaemyia polystigma* Meigen (22; Chamaemyiidae), *Liriomyza* spec. (23; Agromyzidae), *Rhicnoessa incisurata* Macquart (24; Tethinidae), *Siphonella oscinina* Fallén (25; Chloropidae), *Nocticanace* spec. (26, 27, Galapagos-Inseln, Canacidae), *Phyllomyza securicornis* Fallén ♂ (28; Milichiidae) und *Copromyza equina* Fallén (29; Sphaeroceridae).

(Abb. 13) und Conopidae (Abb. 3) mit kurzem und scheibenförmigem 3. Fühlerglied vor. Man könnte sich denken, daß auch der für die Clusiidae so charakteristische und als diagnostisches Merkmal verwendete dreieckige Lateralfortsatz des 2. Fühlergliedes (Abb. 13) und ebenso der bei manchen Formen auftretende vorgezogene Ventralrand des 2. Gliedes (Abb. 15, 16, 25) die Bedeutung hat, die durch den Wegfall des dorsolateralen Fortsatzes des 3. Gliedes gelockerte Verbindung auf anderem Wege wieder zu festigen.

Vielleicht ist es von Bedeutung, daß die lange und etwas keulenförmige Membranverbindung zwischen dem 2. und 3. Fühlerglied auch bei den Cryptochetidae auftritt. Sie wurde hier zuerst von THORPE (1931) beschrieben, der sie für einzigartig hielt. Der Proximalrand des 3. und der Distalrand des 2. Fühlergliedes ist bei *Cryptochetum* kreisrund (Abb. 6) wie bei den Milichiidae, Carnidae, Sphaeroceridae und Chloropidae. Diese Besonderheiten der Cryptochetidae treten besonders deutlich in Erscheinung, wenn man sie mit den ähnlich verlängerten, aber im Gelenk zwischen 2. und 3. Gliede anders gebauten Fühlern der Lonchaeidae (Abb. 5) vergleicht. Bei *Phanerochaetum* aus dem baltischen Bernstein habe ich allerdings einen dorsalen Einschnitt im 2. Fühlerglied ausdrücklich erwähnt und abgebildet (HENNIG 1965b). Leider habe ich das Exemplar nicht mehr zur Verfügung, so daß ich nicht feststellen kann, inwieweit ein Unterschied zwischen *Phanerochaetum* und *Cryptochetum* tatsächlich besteht. Vielleicht war bei *Phanerochaetum* im 2. Fühlerglied nur eine dorsale Ausrandung vorhanden wie bei den (einigen?) Chloropidae.

Für die Chloropidae und Milichiidae darf man die Übereinstimmung im Bau der Gelenkverbindung zwischen 2. und 3. Fühlerglied als Synapomorphie deuten, da die nahe Verwandtschaft der beiden Familien auch aus anderen Gründen angenommen werden muß. Die Frage, ob das auch für die Sphaeroceridae und Cryptochetidae gilt, muß ich vorläufig offen lassen. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß die starke Verlängerung des 3. Fühlergliedes bei den Cryptochetidae eine sekundäre Erscheinung ist ähnlich wie die, allerdings andersartige, enorme Vergrößerung des 3. Fühlergliedes bei den Männchen einiger Milichiidae.

Beachtung verdient möglicherweise auch die Lage der Fühler in der Ruhe. Während, nach getrockneten Sammlungstieren zu urteilen, auch die nach unten gerichteten Fühler bei den meisten Formen parallel nebeneinander stehen, so daß die Dorsalränder der Endglieder nach vorn gerichtet sind, gibt es anscheinend einige, bei denen sie zur Seite gelegt werden, so daß die Ventralränder der Endglieder dicht neben der Mittellinie der Praefrons liegen, die Dorsalränder aber nach außen gerichtet sind. Diese interessante Besonderheit konnte bisher leider nicht weiter verfolgt werden.

3. Die Praefrons. Von der Stellung der Fühler wird auch die Praefrons beeinflußt und daraus ergeben sich Verschiedenheiten, die bisher kaum genügend beachtet worden sind. Ursprünglich und zweifellos im Grundplan der Schizophora ist die Praefrons gleichmäßig sklerotisiert. Bei umfangreichen Verwandtschaftsgruppen scheint diese durchgehende Sklerotisierung erhalten zu sein (soweit untersucht bei den Conopoidea, Sciomyzoidea, Lauxanioidea, Micropezoidea s. str., Otitoidea, Drosophiloidea, Calyptratae). Bei anderen dagegen ist in der Mitte eine mehr oder weniger breite membranöse Zone vorhanden. Welche funktionelle Bedeutung sie hat, ist unbekannt. Möglicherweise muß man, wie bei der „weichen" Mittelstrieme der eigentlichen Stirn, an eine Vergrößerung der Dehnungsfähigkeit des Kopfes beim Schlüpfen denken. Daß die Sklerotisierung an den Seitenteilen der Praefrons erhalten bleibt

ist verständlich; denn sie tragen ja die Fühlergelenke und bilden auch in diesem Bezirk den Rahmen der Komplexaugen.

Die membranöse Aufweichung der mittleren Praefrons kann, als abgeleitetes Merkmal, wahrscheinlich zur Aufklärung von Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden. Bei allen untersuchten Piophiloidea (Neottiophilidae, Piophilidae, Thyreophoridae, Abb. 37, 38) ist die Praefrons in der Mitte membranös, bei den Pallopteridae, Lonchaeidae und Cryptochetidae ebenso wie bei den Odiniidae, Agromyzidae, Sphaeroceridae, Canaceidae, Tethinidae u. a. dagegen durchgehend sklerotisiert.

Besonders interessant sind die Verhältnisse bei den Anthomyzoidea. Hier ist eine geschlossen sklerotisierte Praefrons bei den Periscelidae, Aulacigastridae, bei der *Teratomyza*-Gruppe (Abb. 40) und bei den Asteiidae (Abb. 39) vorhanden, während bei den Anthomyzidae (Abb. 49), Opomyzidae, Clusiidae und Chyromyidae (Abb. 47) in der Mitte eine, oft tief eingesunkene (Abb. 48) membranöse Zone vorhanden ist. Diese Unterschiede werden vielleicht dazu beitragen können, einigen bisher umstrittenen Gattungen (*Stenomicra*: S. 39; *Gayomyia*: S. 44; *Schizostomyia*: S. 44) ihren richtigen Platz anzuweisen.

Leider sind bisher die Heleomyzidae und die in die Nähe dieser Familie gestellten Gruppen noch nicht auf den Bau ihrer Praefrons hin untersucht worden. Es scheint, daß bei einigen (*Amoebaleria*; *Apetaenus*: Abb. 73) die Praefrons in der Mitte membranös, bei anderen aber (*Cephodapedon, Notomyza, Trixoscelis*) gleichmäßig sklerotisiert ist. Genauere Untersuchungen wären dringend erwünscht im Hinblick auf die bisher noch ungeklärten Verwandtschaftsbeziehungen dieser vielleicht nicht monophyletischen Gruppe.

Unter den Milichiidae scheint *Milichia speciosa* Meigen (Abb. 82, nicht mikroskopisch untersucht) eine gleichmäßig sklerotisierte Stirn zu besitzen, während bei *Phyllomyza* und *Meoneura* (Abb. 83) in der Mitte ein feiner, linienförmiger Membranstreifen vorhanden ist. Er trennt die „Bodenplatten" der flachen oder sehr tiefen (*Meoneura, Carnus*) Fühlergruben und ist nur in mikroskopischen Präparaten deutlich zu erkennen.

Für die Notwendigkeit mikroskopischer Untersuchungen spricht die Tatsache, daß bei getrockneten Lonchaeidae eine feine Linie darauf hinzudeuten scheint, daß auch hier die Praefrons in der Mitte membranös unterbrochen ist. Eine Untersuchung mikroskopischer Präparate zeigt aber ihre durchgehende Sklerotisierung.

Schließlich liefern die Agromyzidae ein Beispiel dafür, daß auch dieses Merkmal in monophyletischen Verwandtschaftsgruppen nicht regellos hin- und herpendelt. Bei der merkwürdigen Gattung *Selachops* (*Encoelocera*: Abb. 55) ist das „Untergesicht" im Gegensatz zu anderen Gattungen der Familie weitgehend membranös. Genauere Untersuchung zeigt, daß dies auf einer sehr starken Verbreitung der bei allen Schizophora zwischen Clypeus und Praefrons gelegenen mebranösen Zone beruht. Die Praefrons selbst (mit den Fühlergruben) ist auf den oberen Teil des „Untergesichtes" verdrängt, aber durchgehend sklerotisiert wie bei den anderen Gattungen der Agromyzidae.

B. Merkmale des Thorax

Mit Hendel habe ich 1958 das Vorhandensein einer sogenannten prothorakalen Prae- oder Prosternalbrücke, die im folgenden als (prothorakale) Praecoxalbrücke bezeichnet werden soll, „für apomorph" gehalten. Ferris (1950) hat dagegen die

Auffassung vertreten, daß das sogenannte „Prosternum" der Dipteren (*Drosophila*) nicht als sternales Element, sondern als Teil der beiden Proepisterna zu deuten sei. Die prothorakale Praecoxalbrücke wäre demnach als Rest der alten Verbindung zwischen den pleuralen und ventralen Teilen der Proepisterna und folglich als plesiomorphes Merkmal zu deuten.

Gegen diese Annahme spricht unter anderem die Tatsache, daß bei den Mecoptera, der mutmaßlichen Schwestergruppe der Diptera, eine geschlossene prothorakale Praecoxalbrücke niemals vorhanden zu sein scheint. Sie fehlt auch bei *Merope* (Mickoleit 1967, Abb. 4), einer Gattung, die allein noch (abweichend von den übrigen Mecoptera und allen Diptera) einen selbständigen, nicht fest an den Pterothorax angegliederten Prothorax zu besitzen scheint.

Auch Speight (1969), der 2150 Arten aus 59 Familien der Schizophora auf dieses Merkmal hin untersucht hat, lehnt die Deutung von Ferris ab. Das sogenannte „Prosternum" der Diptera entspricht nach Speigh dem Basisternum. Die sklerotisierte Verbindung dieses sternalen Elementes mit den Proepisterna wäre demnach ein abgeleitetes (apomorphes) Merkmal. Damit ist aber noch nicht entschieden, ob eine Praecoxalbrücke schon zum Grundplan der Diptera oder Brachycera gehört, oder ob sie erst bei einer oder mehreren untergeordneten Teilgruppen entstanden ist.

Hier muß auf einige Unklarheiten und Mißverständnisse hingewiesen werden, die den Wert der Deutungen Speight's beeinträchtigen. Er benutzt die Bezeichnungen Symplesiomorphie und Konvergenz als Synonyma (z. B. p. 356: „convergent evolution (symplesiomorphy)"; p. 360: „convergent evolution, producing symplesiomorphy"). Das steht in glattem Widerspruch zu der Bedeutung, die dem Begriff „Symplesiomorphie" bei seiner Einführung durch Definition gegeben wurde, und auch im Widerspruch zu der Bedeutung, in der die Bezeichnung heute schon von sehr vielen Autoren verwendet wird. Infolgedessen sind auch einige der konkreten Feststellungen Speight's mißverständlich: „the separated coxae found in both *Braula* and the Pupipara could be a symplesiomorphic character, associated with an ectoparasitic way of life." Die Trennung der Coxen bei *Braula* und bei den Pupipara beruht zweifellos auf Konvergenz, aber sie ist nicht „Symplesiomorphie"! Die Verwirrung wird gesteigert dadurch, daß Speight an anderer Stelle den Begriff „Plesiomorphie" in seiner richtigen Bedeutung verwendet, nämlich überall dort, wo er den ursprünglichen („plesiomorphen") Zustand des Probasisternums von abgeleiteten („apomorphen") Zuständen unterscheidet.

Speight macht in seiner Arbeit reichlich Gebrauch von der Unterscheidung zwischen ursprünglichen (plesiomorphen) und abgeleiteten (apomorphen) Transformationsstufen der von ihm untersuchten Merkmale, obwohl er mir vorwirft (S. 353), ich hätte zwar die Wichtigkeit dieser Unterscheidung wiederholt betont, aber „little guidance on how this should be done" geliefert. Er übersieht dabei, daß ich mich an anderer Stelle (1966 a, in einem Buche, das er allerdings nicht zitiert) ziemlich ausführlich mit dieser Frage beschäftigt habe. Im übrigen beruht die gesamte klassische Morphologie, seit dem Auftreten der Deszendenztheorie, wesentlich auf der Unterscheidung von plesiomorphen und apomorphen Transformationsstufen „homologer" Merkmale, und die Unterscheidung zwischen Konvergenzen und dem, was ich als „Synapomorphien" bezeichne, nimmt von jeher den größten Raum in dieser Forschungsrichtung der Biologie ein. Die phylogenetische Systematik benutzt diese seit langem bekannte Unterscheidung zwischen verschiedenen Kategorien von „Ähnlichkeiten" als bewußte Methode der phylogenetischen Verwandtschaftsforschung. Es darf ihr nicht zum Vorwurf

gemacht werden, daß sie keine allgemein gültigen und in jedem Falle leicht anwendbaren Regeln anzugeben weiß, mit deren Hilfe auch bei unzureichenden Kenntnissen (siehe oben S. 3) sichere Entscheidungen über phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen getroffen werden können.

Wenn ich Speight richtig verstehe, dann betrachtet er das Vorhandensein einer prothorakalen Praecoxalbrücke nicht als Grundplanmerkmal der Schizophora. Als ursprünglichsten Zustand sieht er ein isoliertes Probasisternum vom „basiliformen Typus" an. Von ihm aus hätten sich einerseits verschiedene Reduktionsformen und andererseits Praecoxalbrücken von verschiedenem Typus in mehreren Verwandtschaftsgruppen unabhängig entwickelt. Wahrscheinlich ist diese Vorstellung richtig. Das sporadische Vorkommen von Praecoxalbrücken bei einzelnen Gattungen oder sogar Arten in den verschiedensten Familien, die im allgemeinen keine Praecoxalbrücke besitzen, scheint kaum eine andere Deutung zuzulassen. Andererseits scheint auch sicher zu sein, daß die Praecoxalbrücke reduziert werden kann. Ihr Fehlen bei den Drosophiliden-Gattungen *Paraleucophenga, Rhinoleucophenga, Cacoxenus, Basidrosophila* und einigen Arten von *Leucophenga* und *Chymomyza* (nach Speight 1969) wäre sonst kaum zu verstehen; denn die Praecoxalbrücke scheint zum Grundplan der mit Hilfe anderer Merkmale (siehe S. 56) gut begründeten monophyletischen Gruppe Drosophiloidea zu gehören.

Für die Feststellung phylogenetischer Verwandtschaftsbeziehungen zwischen verschiedenen Familien der Schizophora liefern die Befunde von Speight leider nur sehr wenig Anhaltspunkte. Zum Teil mag das daran liegen, daß er manchmal in ausgesprochen typologische Argumentationsweisen zurückfällt: „If the Acalyptrates are a monophyletic group, their prosterna must be more closely related to one another than to sternal types occuring elsewhere" (p. 353) und „it follows that the degree of similarity between sternal shapes should provide a measure of the closeness of their phylogenetic relationship." Solche Feststellungen kann kein Autor treffen, der erkannt hat, daß es 3 verschiedene Kategorien von Ähnlichkeiten (Symplesiomorphie, Synapomorphie und Konvergenz) gibt, und daß daher der Grad von „Ähnlichkeit schlechthin" den Grad der phylogenetischen Verwandtschaft verschiedener Gruppen nicht widerspiegeln kann.

Einen Hinweis darauf, daß die nicht recht befriedigenden Ergebnisse zum Teil die Folge falscher Typisierungen sein könnten, liefert auch Speight's Bemerkung „*Coelopa* und *Orygma* possess similar basisterna, yet very dissimilar musculature." Trotzdem stellt er die Basisterna zum gleichen „Typ".

Konvergenzen in der Ausbildung des Prosternums und der Praecoxalbrücke mögen bei den Schizophora sehr häufig sein. Aber Konvergenzen treten niemals in unbegrenzter Zahl auf. Mögen die Veränderungen, die bei den Schizophora in der Morphologie der Prothorakalregion eingetreten sind, vorläufig auch noch undurchsichtig sein, so werden sie sich doch am Ende in das Bild der phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen einfügen müssen, zu dem wir schließlich, nach vielen weiteren Untersuchungen kommen werden. Die künftigen Untersuchungen der Prothorakalregion werden auf den Ergebnissen der Arbeit von Speigh aufbauen müssen.

C. Merkmale des Flügels

Die in Abb. 30 nach einer Photographie von Nachtigall (1968) gezeichnete Darstellung einer zur Landung ansetzenden *Calliphora* spricht eindeutig für die funktionelle Bedeutung nicht nur der Costabruchstellen, sondern auch der zwischen der

distalen Costabruchstelle und dem Einschnitt des Flügelhinterrandes zwischen Flügelstiel und Flügelspreite (HENNIG 1958, Fig. 205) liegenden „Schwächezone". Mindestens zum Grundplan der Cyclorrhapha scheint weder die Costabruchstelle noch die „Schwächezone" zu gehören, wahrscheinlich auch noch nicht zum Grundplan der Schizophora. Zur Zeit scheint sich eine steigende Tendenz zu der Annahme bemerkbar zu machen, daß die Bruchstellen bei den Schizophora recht häufig geschlossen wurden und eine ungebrochene Costa sekundär entstanden ist. Zu dieser Frage möchte ich aber bei der Besprechung der Micropezoidea Stellung nehmen.

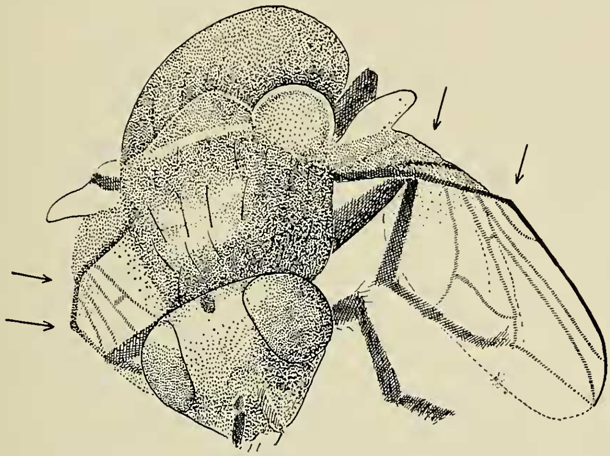


Abb. 30. *Calliphora* spec. im Begriff zu landen. Die Pfeile weisen auf die Costabruchstellen hin. Interessant ist auch die Stellung der Alula. Gezeichnet nach einer Photographie bei NACHTIGALL 1968, Taf. XXXI.

Die Vorstellungen, die ich vor kurzem über die Bedeutung der Alula geäußert habe (HENNIG 1968) dürften auch für die Schizophora eine gewisse, noch nicht voll ausgeschöpfte Bedeutung haben.

Die so oft bei dieser Gruppe zu beobachtende Tendenz zur Verkürzung der „Analader" (cu_{1b} + 1 a) und manchmal auch der m_4 dürfte ihren Grund finden in der passiven Rolle, die ROHDENDORF (siehe dazu auch HENNIG 1968) dem Hinterrande des Flügels während des Fluges zuschreibt. Mit ihr dürfte wohl auch das Fehlen der Costa am Hinterrande (bei allen Cyclorrhapha mit Ausnahme der Lonchopteridae) zusammenhängen. Hier taucht natürlich sofort die bisher unbeantwortete Frage auf, welche Besonderheiten des Fluges bei so vielen anderen Gruppen den Rückzug der genannten Adern vom Hinterrande unnötig machen.

D. Merkmale des Abdomens

Der männliche Kopulationsapparat ist seit dem Erscheinen meiner früheren Arbeit Gegenstand mehrerer Arbeiten gewesen (z. B. CHILLCOTT 1958 und SALZER 1968). [Da die in der Einleitung erwähnte Arbeit von G. C. D. GRIFFITHS sich besonders ausführlich mit dem männlichen Kopulationsapparat, seiner Deutung und seinen Verschiedenheiten, beschäftigt, verzichte ich hier auf eine genauere Stellungnahme und

erwähne hier nur einige Punkte, die mir schon besonders beachtenswert erschienen, ehe ich Kenntnis von dem genannten Manuskript erhielt.]

Im Grundplan der Schizophora ist das 6. Segment offenbar noch an das Praeabdomen angegliedert, und es zeigt weder Reduktionen noch Asymmetrien. Für den Grundplan der Cyclorrhapha beweisen das insbesondere die Verhältnisse bei den Ironomyiidae und Platypezidae (siehe J. F. McAlpine 1967) und für den Grundplan der Schizophora außer einigen Abbildungen in meiner früheren Arbeit (1958) z. B. die Untersuchungen von Verbeke (1952) an den Psilidae. Es scheint mir danach sicher, daß die Trennung des 6. Segmentes vom Praeabdomen, seine Reduktion oder Angliederung an die folgenden Segmente bei verschiedenen Teilgruppen der Schizophora unabhängig und auf verschiedene Weise erfolgt ist.

Selbst die so häufig zwischen dem 6. Segment und dem männlichen Genitalsegment (d. h. im praehypopygialen Segmentkomplex des Postabdomens) auftretenden Asymmetrien scheinen mir nicht zum Grundplan der Cyclorrhapha und Schizophora zu gehören. Ich bezweifle nach wie vor, daß sie primär etwas mit der Entstehung des Hypopygium circumversum zu tun haben. Die Behauptung, daß auch die Dolichopodidae ein Hypopygium circumversum besitzen wie die Cyclorrhapha (D. K. McAlpine 1960) ist inzwischen in der Arbeit von Bährmann (1966) berichtigt worden durch den Nachweis, daß ein solches wohl bei gewissen Arten der Dolichopodidae vorkommt, daß es aber nicht zum Grundplan dieser Familie gehört. Im übrigen ist ein unmittelbarer Vergleich beider Gruppen nicht statthaft, denn gegen eine nähere Verwandtschaft der Dolichopodidae und Cyclorrhapha spricht unter anderem die Tatsache, daß die Fühlerborste der Dolichopodidae wie die der Empididae nur aus 2, die der Cyclorrhapha dagegen aus 3 Gliedern besteht (siehe dazu Hennig 1970). Außerdem besitzen die Dolichopodidae nach Sturtevant (1925/26) nur 1 Spermatheke wie die Empididae, während zum Grundplan der Cyclorrhapha 3 Spermatheken gehören.

Im „inneren Kopulationsapparat" ist namentlich die Herkunft der Prae- und Postgonite noch immer umstritten. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Postgonite den Anhangsgebilden homolog sind, die Cole (1927) bei ursprünglicheren Dipteren als „Gonapophysen", Neumann (1958) bei *Trichocera* als „Parameren" bezeichnet. Dann wäre ihr Fehlen (d. h. ihre Reduktion) bei manchen Schizophora ein apomorphes Merkmal. Die Frage, ob die Praegonite durch Spaltung phylogenetisch aus dem gleichen Anhangspaar hervorgegangen sind, wie z. B. Salzer (1968) annimmt, scheint mir noch nicht sicher beantwortet.

Die Grundplanstruktur des Aedeagus ist bisher leider weder für die Cyclorrhapha, noch für die Schizophora herausgearbeitet worden.

Ein apomorphes Merkmal, das bei den meisten Calyptratae auftritt, ist offenbar die Gelenkverbindung zwischen Cerci und Surstyli. Sie ist bei *Calliphora* von Salzer (1968) genau beschrieben worden. Darauf komme ich bei der Besprechung der Calyptratae zurück. Allgemein bemerkenswert scheint mir die Tatsache, daß hier 2 Anhangspaare miteinander in Gelenkverbindung treten, die ursprünglich durch ein volles Segment voneinander getrennt waren; denn die „Surstyli" gehören, wie man sie auch deuten möge, dem 9., die Cerci aber dem 11. Abdominalsegment an. Zu vermeiden wäre diese Annahme nur, wenn man mit Steyskal (1957 a; Diskussionsbemerkung zu Chillcott 1958) annehmen wollte, daß in den Aufbau des Epandriums 2 Tergite (9 und 10) eingegangen sind, die beide ursprünglich Surstyli besaßen. Die einfachen „Surstyli" der Calyptratae könnten dann als Abgliederungen des 10. Tergites oder

als Verschmelzungsprodukt der Surstyli des 9. und 10. Tergites gedeutet werden. Aber diese Annahme ist problematisch.

Im weiblichen Abdomen sind vor allem die von mir schon 1958 besprochenen Merkmale von Bedeutung. Ein sicherlich apomorphes Merkmal, das offenbar niemals eine Rückentwicklung erfahren hat, ist die bei manchen Familien auftretende Verschmelzung der Cerci zu einer einheitlichen Legrohrspitze. Die Verbreitung dieses sicher bedeutungsvollen Merkmales ist bisher noch nicht hinreichend genau untersucht worden.

Über die Spermatheken liegt eine wichtige ältere, von mir früher übersehene Arbeit von STURTEVANT (1925/26) vor. Sie enthält einige wichtige Hinweise auf die phylogenetische Verwandtschaft einiger Familien, bei deren Besprechung sie erwähnt werden sollen. Da zu den 3 Spermatheken des Grundplanes 2 getrennte Ausführgänge gehören, wäre eine Erhöhung der Spermathekenzahl auf verschiedene Weise denkbar: Verdoppelung der unpaarigen Spermatheka oder Reduktion einer der paarigen Spermatheken und nachfolgende Verdoppelung der beiden erhalten gebliebenen. Bisher ist nicht untersucht worden, ob beide Wege bei den Schizophora tatsächlich beschritten worden sind. Eine Entscheidung dürfte auch sehr schwierig sein. Wenn es aber darauf ankommt, Unterschiede in der Zahl der Spermatheken bei verschiedenen monophyletischen Gruppen mit dem Bilde ihrer Verwandtschaftsbeziehungen in Einklang zu bringen, das sich aus der Analyse anderer Merkmale ergibt, dann könnte es nützlich sein, zu bedenken, daß die Erhöhung der Spermathekenzahl auf verschiedenen Wegen erreicht werden kann.

Wenn sich z. B. die Annahme bestätigen sollte, daß zwischen den Cremifaniinae (3 Spermatheken) und den Chamaemyiinae (4 Spermatheken) ein Schwestergruppenverhältnis besteht (siehe dazu HENNIG 1965 b), dann wäre die Annahme naheliegend, daß die höhere Spermathekenzahl bei den Chamaemyiidae durch Verdoppelung der unpaarigen Spermatheka des Grundplanes entstanden ist. Bei den Conopidae, die meist 4 Spermatheken besitzen, deutet dagegen das Vorhandensein von nur 2 Spermatheken bei *Stylogaster* und *Dalmannia* darauf hin, daß hier der Verdoppelung die Reduktion einer der paarigen Spermatheken des Grundplanes vorausgegangen ist.

Zur Vorsicht bei der Benutzung der Spermathekenzahl bei der Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen mahnt STURTEVANT's Angabe, daß bei *Drosophila* gelegentlich 3 Spermatheken vorkommen, obwohl 2 Spermatheken offenbar zum Grundplan der gesamten Drosophiloidea gehören. STURTEVANT fand unter 770 Individuen verschiedener *Drosophila*-Arten 3 Individuen mit 3 Spermatheken.

II. Die monophyletischen Teilgruppen höheren Ranges

Die beiden wesentlichsten bisher noch ungeklärten Fragen im System der Schizophora betreffen die Verwandtschaftsbeziehungen der Conopidae (sens. lat., einschließlich Stylogastridae) und die Monophylie der Acalyptratae. Beide Fragen hängen miteinander zusammen.

ENDERLEIN hatte die Conopidae („Archischiza") den übrigen Schizophora „Muscaria") als Schwestergruppe gegenübergestellt. Die Annahme von der Monophylie der Conopidae („Archischiza") ist seit 1958 durch neue Gründe gestützt worden (siehe HENNIG 1966 b und SPEIGHT 1969). Dagegen sind noch immer keine Merkmale bekannt, mit deren Hilfe man auch die „Muscaria" als monophyletische Gruppe erweisen könnte. Das wäre aber Voraussetzung für die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Archischiza und Muscaria.

Auch für die Acalyptratae ist bisher kein abgeleitetes Grundplanmerkmal bekannt. Es wäre daher wichtig, zu untersuchen, ob im Bau des Clypeus ein solches

gefunden werden könnte. Nach Gouin (1949) ist sowohl bei den Syrphidae und Conopidae wie bei den Calyptratae ein vom Centroclypeus abgetrennter Postclypeus vorhanden, nicht aber bei den Acalyptratae (l. c., p. 223). Das Vorhandensein eines Postclypeus bei den Syrphidae, Conopidae und Calyptratae könnte dafür sprechen, daß er zum Grundplan der Schizophora gehört. Seine Reduktion wäre dann als abgeleitetes Merkmal der Acalyptratae anzusehen. Andererseits wäre es aber auch denkbar, daß der abgetrennte Postclypeus ein abgeleitetes, der Verbesserung der Gelenkverbindung zwischen Clypeus und Frons dienendes Merkmal der Gruppen mit besonders langem und beweglichem Rostrum ist. Er müßte dann bei den Cyclorrhapha mehrmals (mindestens bei den Syrphidae, Conopidae und Calyptratae) unabhängig entstanden sein. Genaue und zielbewußte Untersuchungen müßten die Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten der Deutung herbeiführen können.

Als ganz gleich gelagerten Parallelfall kann man die prothorakalen Stigmenhörnchen der Puppen ansehen. Nach de Meijere (1902) sind sie einerseits bei den Lonchopteridae und vielen „Aschiza", andererseits aber bei den Calyptratae gut entwickelt, nicht aber bei den Acalyptratae. Sie durchbrechen bei diesen auch niemals die Wand des Pupariums wie bei vielen Arten der anderen genannten Gruppen. Vielleicht ist de Meijere im Recht, wenn er die durchbrechenden prothorakalen Stigmenhörnchen dem Grundplan der Cyclorrhapha zuschreibt und ihre Reduktion sowie die damit zusammenhängende stärkere Entwicklung des „inneren Tüpfelstigmas" als abgeleitete Merkmale ansieht. Da diese anscheinend bei allen Acalyptratae vorhanden sind, sprechen sie als „apomorphe Grundplanmerkmale" vielleicht tatsächlich für die Monophylie dieser Gruppe (mit Einschluß der Conopidae).

Ein weiterer interessanter Hinweis auf die Monophylie der Acalyptratae könnte vielleicht aus dem Paarungsverhalten abgeleitet werden. Nach J. F. McAlpine & Munroe (1968) haben die Acalyptratae die Schwarmbildung meist aufgegeben und „in most cases the entire mating process is completed while both sexes are grounded". Die Autoren betrachten das als abgeleitetes Merkmal (im Vergleich mit den Phoroidea und Calyptratae). Als solches müßte dann wohl auch die Übereinstimmung beider Geschlechter in der Kopfbildung (kein Unterschied zwischen holoptischen Männchen und dichoptischen Weibchen) angesehen werden.

Auch van Emden (1965) vertritt die Ansicht, daß die holoptische Kopfbildung der Männchen als ursprüngliches Merkmal der Calyptratae, die dichoptische Kopfbildung beider Geschlechter bei einigen von ihnen und bei den Acalyptratae als abgeleitetes Merkmal anzusehen sei. Er führt (sinngemäß) aus, bei den „more primitive Brachycera" sei das Männchen holoptisch (in einem sehr weit gefaßten Sinne) wie bei den meisten Aschiza und Calyptratae, und selbst wenn die vergrößerten Augen der Männchen (also die holoptische Kopfbildung bei diesem Geschlecht) vielleicht kein Grundplanmerkmal der Dipteren seien, so seien sie sicher ein solches der Brachycera und aus dem Grundplan dieser Gesamtgruppe in den der Cyclorrhapha und weiterhin in den der Schizophora und Calyptratae übernommen worden.

Mir scheint diese Annahme, die auf einem sehr weit gefaßten Begriff der „holoptischen Stirnbildung" beruht, recht bedenklich.

Ein mehr oder weniger ausgeprägter Sexualdimorphismus in der Stirnbreite (bzw. Augengröße) kommt unter den Acalyptratae bei den Lonchaeidae, Tanypezidae und bei der Gattung *Holopticander* (Lauxaniidae: Hennig 1969c) vor. Es besteht keinerlei Grund zu der Annahme, daß die Gattung *Holopticander* (1 Art) etwa die Schwestergruppe aller übrigen Lauxaniidae (oder gar der Lauxaniidae + Celyphidae) ist, und

auch kein Grund, anzunehmen, daß die Lauxaniidae, Tanypezidae und Lonchaeidae zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Wenn das aber nicht der Fall ist, dann müßte die holoptische Kopfbildung der Männchen bei den Acalyptratae mehrfach unabhängig aufgegeben worden sein. Dann aber kann dieses Merkmal (keine holoptischen, sondern dichoptische Kopfbildung bei den Männchen) nicht dem Grundplan der Acalyptratae zugeschrieben werden, und es fällt als Stütze für die Annahme einer Monophylie dieser Gruppe aus.

Es ist auch nicht sicher, daß die holoptische Kopfbildung der Männchen schon zum Grundplan der Calyptratae gehört. Sie ist in der Gruppe mit adenotropher Pupiparie (*Glossina* und *Pupipara*) nicht nachgewiesen, und wenn diese als Schwestergruppe aller übrigen Calyptratae anzusehen ist (siehe S. 62—63), dann bleibt die Frage offen, ob das Merkmal bei ihr primär oder sekundär fehlt. Auch für die Scatophagidae ist noch nicht bewiesen, daß sie von Vorfahren mit holoptischen Männchen abstammen.

Gegen die Annahme, daß holoptische Männchen zum Grundplan der Calyptratae gehören, könnte auch folgende Überlegung sprechen: In der Beborstung der Stirn besitzen die Weibchen der Calyptratae mehrere gegenüber dem Grundplan der Schizophora abgeleitete Merkmale: im Besitz nach innen geneigter unterer Frontorbitalborsten (*ori*), in der Beschränkung der eigentlichen Frontorbitalborsten (*ors*) auf die obere Stirnhälfte und darin, daß die vorderste der oberen Frontorbitalborsten (*ors*) nach vorn geneigt (proklinat) ist. Bei den holoptischen Männchen sind dagegen im allgemeinen nur die neuerworbenen *ori* vorhanden, während die alte Garnitur der ursprünglichen Frontorbitalborsten (*ors*) fehlt oder nur in Rudimenten vorhanden ist. Das spricht doch entschieden dafür, daß — wie so oft im Tierreich — die Weibchen der Calyptratae in Bildung und Beborstung der Stirn die relativ ursprünglichen Merkmale zäher festgehalten haben als die Männchen. Unter den Acalyptratae gibt es nicht wenige Formen, die in beiden Geschlechtern (neben anderen ursprünglichen Merkmalen) eine offenbar noch ursprünglichere Beborstung der Stirn besitzen als selbst die Weibchen der Calyptratae (siehe oben S. 4). Nach innen geneigte untere Frontorbitalborsten (*ori*), die wahrscheinlich funktionell die auf die obere Stirnhälfte zurückgedrängten ursprünglichen Frontorbitalborsten ersetzen, treten innerhalb verschiedener Verwandtschaftsgruppen bei relativ abgeleiteten Familien auf (z. B. Trypetidae, manche Euxestinae, Neottiophilidae, Milichiidae), offenbar als Parallelentwicklung zu den Calyptratae.

Meiner Ansicht nach ergibt sich kein sinnvolles, sondern ein aller sonstigen Erfahrung widersprechendes Bild, wenn wir annehmen wollten, die Männchen der Calyptratae hätten zwar die holoptische Kopfbildung als ursprüngliches Merkmal, von den Kopfborsten aber nicht etwa die alte Garnitur der *ors* beibehalten, sondern die neuerworbenen *ori* der Weibchen übernommen, während bei den Acalyptratae, bei deren Männchen die holoptische Kopfbildung verlorenging, in beiden Geschlechtern oft eine weit ursprünglichere Beborstung der Stirn erhalten blieb, bei einigen Verwandtschaftsgruppen aber unabhängig Endzustände erreicht wurden, die ziemlich genau denen entsprechen, die auch bei den Weibchen (nicht aber bei den Männchen) der Calyptratae zu beobachten sind.

Ich stehe deshalb der Annahme, daß der fehlende Sexualdimorphismus in der Kopfbildung als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Acalyptratae, das Vorhandensein holoptischer Männchen aber als ursprüngliches (relativ zum Grundplan der Schizo-

phora plesiomorphes) Grundplanmerkmal der Calyptratae angesehen werden muß, sehr skeptisch gegenüber.

Die weiteren Merkmale, mit denen VAN EMDEN (1965) arbeitet, beziehen sich meist auf Entwicklungs t e n d e n z e n, mit denen wenig anzufangen ist, da eine sichere Beweisführung nur mit eindeutigen Grundplanmerkmalen möglich ist (siehe oben S. 3).

Erwähnung verdient die Gabelung der Media (*m*) des Flügelgeäders. VAN EMDEN nimmt offenbar an, daß die Gabelung der Media (m_1 und m_2), die sicher zum Grundplan der Cyclorrhapha gehört und noch bei den Phoroidea und Syrphoidea vorhanden ist, auch noch bei den Calyptratae, nicht aber bei den Acalyptratae nachweisbar sei, und er versichert demgemäß, die Entwicklung des Flügelgeäders „can have proceeded from the more primitive Brachycera either by way of the Calyptrata to the Acalyptrata or independently to the Calyptrata and Acalyptrata but certainly not by way of the Acalyptrata to the Calyptrata". Die ganz sporadische Verteilung der Formen mit gegabelter Media (VAN EMDEN nennt *Microphthalma*, *Linnaemyia*, *Voria*, *Sarcophaga*) läßt es mir fraglich erscheinen, ob es sich dabei wirklich um ein ursprüngliches (aus dem Grundplan der Schizophora übernommenes) Merkmal der Calyptratae handelt. Die Abknickung des Endabschnittes der (hier einfachen) Media bei der Gattung *Musca* und ihren Verwandten ist ziemlich sicher ein innerhalb der Familie Muscidae entstandenes abgeleitetes Merkmal, das nicht auf die ursprüngliche Gabelung dieser Ader zurückgeführt werden kann (siehe HENNIG 1965 a). So bleibt auf jeden Fall auch der gerade Verlauf der ungegabelten *m* bei den Acalyptratae ein sehr unsicheres Merkmal.

Man muß wohl zugeben, daß die Acalyptratae nach wie vor eine Gruppe sind, deren Monophylie (mit oder ohne Einschluß der Conopoidea) bisher nicht sicher begründet werden kann, wenn sich auch die Möglichkeit, daß sie eine solche sind, und daß zwischen ihnen und den Calyptratae ein Schwestergruppenverhältnis besteht, bisher keineswegs ausschließen läßt.

Die bereits oben (S. 21) erwähnten Conopoidea bleiben im folgenden außer Betracht.

1. M i c r o p e z o i d e a

Die Überfamilie Micropezoidea hat seit 1958 ein ganz neues Gesicht bekommen dadurch, daß nicht nur die Cypselosomatidae (soviel ich sehen kann, zuerst von mir 1958), sondern auch die Pseudopomyzidae (D. K. MCALPINE 1966) zu dieser Gruppe gestellt wurden.

D. K. MCALPINE meint, daß „the family Megamerinidae should probably also be placed near the Micropezidae, though its precise relationships are yet to be worked out". Ich halte aber die Überlegungen, die mich (1958, 1965 b) dazu geführt haben, die Megamerinidae zu den Nothyboidea zu stellen, nach wie vor für richtig und unwiderlegt, so daß nur die Frage, ob die Nothyboidea in ihrer Gesamtheit mit den Micropezoidea am nächsten verwandt sind, zur Diskussion steht.

In meiner früheren Arbeit (1958) hatte ich die Cypselosomatidae als Schwestergruppe der Micropezoidea s. str. angesehen. Nachdem nun auch die Pseudopomyzidae berücksichtigt werden müssen, wäre zu fragen, ob nicht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Cypselosomatidae + Pseudopomyzidae und den Micropezoidea s. str. besteht. Die beiden zuerst genannten Familien besitzen eine Costabruchstelle. Eine solche tritt zwar auch bei einigen Neriidae auf (Fig. 48 bei HENNIG 1958). Sie gehört

aber weder zum Grundplan der Micropezoidea s. str. noch zu dem der Neriidae, sondern muß bei dieser Familie unabhängig entstanden sein.

D. K. McAlpine meint zwar, die Costabruchstelle könnte sehr wohl ein ursprüngliches Merkmal sein, da sie bei den am wenigsten „spezialisierten" Familien der Micropezoidea vorkomme. Diese Folgerung beruht aber auf der falschen Voraussetzung, daß relativ ursprüngliche Gruppen in allen Merkmalen ursprünglich sein müssen, und sie ignoriert die allgemeine Erscheinung der heterobathmischen Merkmalsverteilung (mosaic evolution). Costabruchstellen sind nur bei Cyclorrhapha bekannt. Auch bei diesen gibt es umfangreiche Teilgruppen, die keine Bruchstelle besitzen (Lauxaniidae, Conopidae, Sciomyzidae, Chamaemyiidae, Sepsidae usw.). Es besteht keinerlei Grund zu der Annahme, daß die Bruchstellen schon zum Grundplan der Cyclorrhapha gehören und bei den genannten Familien sekundär verloren gegangen sind. Andererseits gibt es umfangreiche Gruppen, bei denen wenigstens eine Bruchstelle (an der Mündung von *sc*) ohne Ausnahme vorhanden ist (Psilidae, Trypetidae, Drosophiloidea, Milichiidae, Sphaeroceridae usw.).

Das alles spricht entschieden dafür, daß in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle bei den Cyclorrhapha (und Schizophora) eine vollständige Costa als plesiomorphes, das Vorhandensein einer Bruchstelle dagegen als apomorphes Merkmal anzusehen ist. Die gegenteilige Deutung muß von Fall zu Fall begründet werden. Für die Annahme, daß in einigen Fällen eine sekundäre Schließung der Costabruchstelle tatsächlich angenommen werden muß, habe ich schon 1958 (p. 533—534) Gründe beigebracht.

Die Entscheidung darüber, ob eine vollständige Costa als plesiomorphes Merkmal oder als sekundär (Pseudoplesiomorphie als Spezialfall der Apomorphie) anzusehen ist, wird dadurch erleichtert, daß bei sehr vielen Schizophora das Auftreten einer Costabruchstelle auch den Verlauf von *sc* und r_1 beeinflußt. Die Mündung von r_1 ist dann sehr nahe an die Bruchstelle herangerückt und die *sc* im Endabschnitt verblaßt oder nicht mehr deutlich von r_1 zu trennen. Das gilt auch für alle mir bekannten Cypselosomatidae und Pseudopomyzidae. Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, daß ein Flügel mit den Merkmalen der Micropezidae, Calobatidae und Taeniapteridae (keine Costabruchstelle, *sc* am Ende nicht verblaßt und in ihrem ganzen Verlaufe deutlich von r_1 getrennt) aus einem Vorzustande hervorgehen konnte, der dem Flügel der Cypselosomatidae und Pseudopomyzidae glich. Deshalb halte ich die Costabruchstelle für ein synapomorphes Merkmal dieser beiden Familien.

Ein weiteres synapomorphes Grundplanmerkmal sind möglicherweise die beiden Borstenpaare am 7. + 8. und 9. Abdominaltergit der Männchen. Diese beiden sehr auffälligen Borstenpaare sind bei beiden Gattungen der Cypselosomatidae (*Formicosepsis* und *Cypselosoma*: Fig. 49—50 bei Hennig 1958) und auch bei *Pseudopomyzella* (Fig. 9 bei Hennig 1969b) vorhanden. Bei *Heloclusia* ist nur das Borstenpaar des 9. Tergites entwickelt (Fig. 7 bei Hennig 1969b) und bei *Rhinopomyzella* und *Pseudopomyza* fehlen beide ganz. Hier könnten sie aber sekundär verloren gegangen sein, da das Hypopygium stark reduziert ist (*Pseudopomyza*) oder eine eigenartige Entwicklung (Einkrümmung nach der Ventralseite; *Rhinopomyzella* und auch *Latheticomyia*) erfahren hat.

Sehr viel schwieriger sind die Vibrissen zu beurteilen. D. K. McAlpine meint, seine Anordnung der Familien der Micropezoidea „seems to contradict Hennig's (1958) theory that the absence of vibrissae and the divergent condition of the postvertical bristles are necessary primitive characters".

In Wirklichkeit schrieb ich über die Postvertikalborsten (1958, p. 522):

Es scheint auch, daß bei den Verwandtschaftsgruppen, die eine besonders große Zahl von eindeutig plesiomorphen Merkmalen besitzen, im allgemeinen divergente (oder parallele) .. *pvt* vorkommen, während bei Verwandtschaftsgruppen mit großer Häufung abgeleiteter Merkmale meist konvergente bis gekreuzte *pvt* vorkommen.. Daraus könnte man den Schluß ziehen, daß bei den Schizophora die Entwicklung im allgemeinen von der Divergenz zur Konvergenz der *pvt* verlaufen ist. Diese Entwicklung ist aber zweifellos in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen unabhängig erfolgt und Rückläufigkeit in einigen Fällen ist so gut wie sicher" (im ursprünglichen Zusammenhange nicht gesperrt).

Über die Vibrissen schrieb ich (1958, p. 526—527):

„Sehr wahrscheinlich ist, daß die Vibrissen mehrfach unabhängig entstanden sind, und daß sie in manchen Fällen wohl sekundär wieder verloren gegangen sind. Ein wirklich sicheres Urteil ist aber bisher kaum möglich, so daß die Vibrissen ... für die phylogenetische Systematik recht wenig Bedeutung haben.

D. K. McAlpine unterstellt mir also Ansichten (eine „Theorie"), die ich nie vertreten habe.

31 32

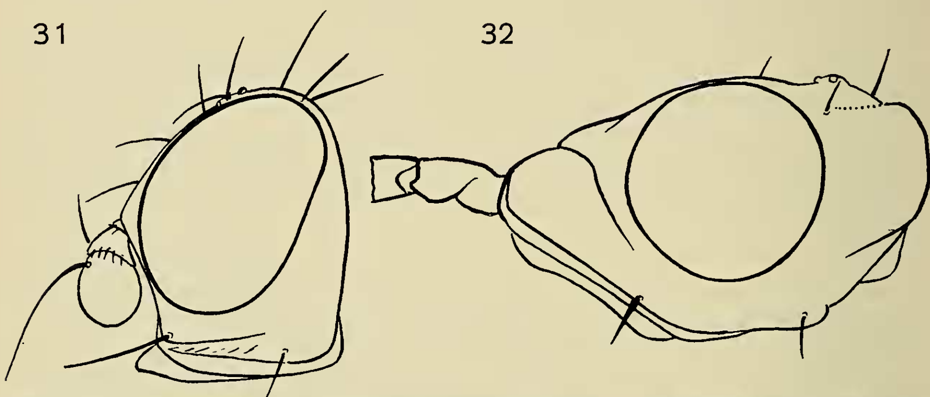


Abb. 31—32. Kopfprofil von *Cypselosoma flavinotata* de Meijere (31; Cypselosomatidae) und *Longina peletieri* Lap. (32; Neriidae).

Vibrissen kommen auch bei manchen Neriidae vor (z. B. *Longina*, Abb. 32). Hier ist auch in der Nähe des hinteren Unterrandes der Backen eine kräftige Borste vorhanden, die in gleicher Weise auch bei den Cypselosomatidae (Abb. 31) und Pseudopomyzidae (Abb. 2, 3, 5 u. a. bei Hennig 1969b) auftritt. *Longina* ist nach ihren sonstigen Merkmalen aber keineswegs eine sehr ursprüngliche Gattung der Neriidae und sonst treten vibrissenartige Borsten bei dieser Familie sehr sporadisch (selbst bei den Arten der einen Gattung *Nerius* wechselnd) auf. Die Frage, ob Vibrissen zum Grundplan der Micropezoidea gehören oder nicht, halte ich nicht für entschieden. Deshalb kann ihr Vorhandensein oder Fehlen bisher auch nicht zur Begründung von Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden.

Bei *Heloclusia* und *Pseudopomyza* ist die Praefrons in der Mitte membranös (siehe Hennig 1958, p. 619), bei den Cypselosomatidae anscheinend durchgehend sklerotisiert. Leider habe ich bei den anderen Gattungen der Pseudopomyzidae nicht auf dieses Merkmal geachtet. In der geographischen Verbreitung scheint zwischen den Cypselosomatidae und Pseudopomyzidae ein ähnliches Vikarianzverhältnis zu bestehen wie zwischen den Micropezidae und Calobatidae.

Eine sehr wahrscheinlich monophyletische Gruppe (vermutlich Schwestergruppe der Cypselosomatidae + Pseudopomyzidae) sind die Micropezoidea s. str. Die syste-

matische Gliederung dieser Gruppe ist von D. K. McAlpine (1966) nicht sehr glücklich erörtert worden. Ich habe keineswegs die bisher meist als Subfamilien angesehenen Gruppen Micropezidae (Tylidae), Calobatidae (Trepidariidae) und Taeniapteridae deshalb als selbständige Familien (ebenso wie die Neriidae) bezeichnet, weil ich gefühlt hätte („felt“), daß „the Taeniapteridae was phylogenetically aequivalent (sister-group) to the other three components combined“. Die Rangerhöhung („unusual course“ nach McAlpine) geht vielmehr auf Aczél zurück, der (1954, p. 507) davon spricht, daß er „für die Taeniapterinae . . . von Hennig den Familienrang vorschlagen müsse. Im übrigen ist Aczél in seinen Ausführungen nicht ganz klar, da er die Familien 1954 (p. 507) „Taeniapteridae (Calobatidae), Tylidae und Neriidae“ nennt, während er später die „Calobatinae“ (= Trepidariinae) zu den „Tylidae“ stellt.

Ich selbst habe die Familien Taeniapteridae, Micropezidae, Calobatidae und Neriidae deshalb getrennt gelassen, weil mir die Verwandtschaftsbeziehungen noch ungeklärt erscheinen, und weil mir die klare Trennung gut begründeter monophyletischer Gruppen (für die Calobatidae gilt nicht einmal das) zur Zeit wichtiger erscheint als voreilige und deshalb möglicherweise falsche Zusammenfassungen unter einem Familiennamen. Immerhin ist die „Familie“ nach den Regeln eine der obligatorischen Kategorien des Systems. Ich habe zwar „mit aller Vorsicht“ Gründe für die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Taeniapteridae einerseits und den Micropezidae + Neriidae + Calobatidae (= Trepidariidae) beigebracht, aber eben weil „bisher keine sicheren Anhaltspunkte“ gegeben sind, davon abgesehen, das im System durch Zusammenfassungen zum Ausdruck zu bringen. Auch heute ist eine Entscheidung noch immer nicht möglich. In der Tabelle, in der D. K. McAlpine unter anderem die Merkmale der Neriidae und „Micropezidae“ (= Micropezidae + Calobatidae + Taeniapteridae) einander gegenüberstellt, ist kein einziges, das mit Sicherheit zu entscheiden gestattet, ob diese beiden „Familien“ Schwestergruppen sind.

Ein neues, interessantes Merkmal, das bisher (jedenfalls von mir) nicht beachtet wurde, scheint die Länge der Vorderbeine zu sein: „short and weak“ bei den „Micropezidae“, „not short and weak“ bei den Neriidae. Aber dieses Merkmal wäre nur brauchbar, wenn sich nachweisen ließe, daß die Vorderbeine im Grundplan der Micropezoidea s. str. lang waren (wie bei den Neriidae) und bei den Micropezidae sensu McAlpine verkürzt und abgeschwächt worden sind. Dann könnten diese verkürzten und abgeschwächten Vorderbeine als apomorphes Grundplanmerkmal der Micropezidae gelten. McAlpine führt diesen Nachweis nicht, und deshalb ist auch mit diesem Merkmal vorläufig nichts anzufangen. Seine Angaben über die Sternopleura sind ungenau. Sie soll bei den Micropezidae „bristles or bristle-like hairs“ besitzen, bei den Neriidae aber nackt sein wie bei den Cypselosomatidae. Aczél (1961b) gibt aber an: „Contrasting with the Palaeotropical Neriidae, most of the Neotropical species have a conspicuous sternopleural (st) bristle in both sexes.“

D. K. McAlpine (1966) hat auch zu der Deutung der Gattung *Cypselosomatites* aus dem Baltischen Bernstein Stellung genommen. Er kommt zu dem Schluß, daß „*Cypselosomatites* approaches the family Micropezidae more closely than any other modern family.“

Daß *Cypselosomatites* zu den Micropezoidea gehört, steht wohl außer Frage. Aber es gibt kein einziges eindeutig abgeleitetes Merkmal, daß die fossile Art mit den rezenten Micropezoidea s. str. oder mit einer einzelnen Familie aus dieser Gruppe verbindet. Zwar fehlen sowohl bei *Cypselosomatites* wie bei den Micropezoidea s. str.

die Praesuturalborste *(prs)* und die Humeralborste (*h*). Beide Borsten gehören vielleicht zum Grundplan der Micropezoidea. Sie sind bei den rezenten Cypselosomatidae und bei den Pseudopomyzidae vorhanden. Es wäre aber voreilig, ihre Reduktion bei *Cypselosomatites* und bei den Micropezoidea s. str. als Synapomorphie zu deuten; denn in einigen Merkmalen ist *Cypselosomatites* ursprünglicher als alle rezenten Micropezoidea s. str. Das gilt mindestens für das Vorhandensein verhältnismäßig gut entwickelter Ozellarborsten (*oc*) und für den Besitz von 2 Postalarborsten (*pa*). Bei den rezenten Micropezoidea s. str., aber auch bei den rezenten Cypselosomatidae, ist die hintere *pa* reduziert. *Cypselosomatites* ist also in diesem Merkmal auch ursprünglicher als die rezenten Cypselosomatidae. Bei den Pseudopomyzidae sind 2 *pa* vorhanden, wie das offenbar dem Grundplan der Micropezoidea entspricht. Wenn Cypselosomatidae und Pseudopomyzidae zusammen eine monophyletische Gruppe bilden (siehe oben), dann läßt sich die Annahme konvergenter Reduktion der 2. *pa* bei den Cypselosomatidae und Micropezoidea also nicht vermeiden. Das sollte man auch bei der Beurteilung anderer Borstenmerkmale von *Cypselosomatites* bedenken.

Ursprünglicher als die rezenten Micropezoidea s. str. ist *Cypselosomatites* wahrscheinlich auch im Besitz von 4 Frontorbitalborsten (*ors*). Es gibt einige Gründe, die dafür sprechen, daß diese Zahl dem Grundplan der Schizophora (siehe S. 4) und auch dem der Micropezoidea entspricht. Auch unter den Pseudopomyzidae gibt es Formen mit 4 *ors* (Hennig 1969b, Fig. 5, 6). Bezeichnenderweise ist das gerade die Gattung *Pseudopomyzella*, die auch im Besitz je eines kräftigen Borstenpaares auf dem 7. + 8. und auf dem 9. Abdominaltergit mit den Cypselosomatidae übereinstimmt.

D. K. McAlpine nimmt an, daß die Borsten des vordersten der auch bei rezenten Cypselosomatidae vorhandenen 4 Borstenpaare als Interfrontal- oder Supraantennalborsten zu deuten sind. Davon bin ich nicht überzeugt. McAlpine's Ansicht könnte sich stützen auf die Gattung *Formicosepsis* und auf *Cypselosoma australis* McAlpine, bei denen das vordere Borstenpaar tatsächlich schwächer als die übrigen und nach innen gerückt ist (Abb. 35, 36). Aber bei *Cypselosoma gephyrae* Hendel (?) aus Nepal (Abb. 34) unterscheidet sich das vordere Paar weder in der Länge noch in der Stärke von den übrigen, und es steht auch in einer (leicht gebogenen) Reihe mit den anderen *ors*. Ich halte es für außerordentlich gezwungen, diesem vordersten Borstenpaar der rezenten Gattungen *Cypselosoma* und *Formicosepsis* eine andere Deutung zu geben als dem der Gattung *Cypselosomatites* (Abb. 33), zumal die Gattung *Pseudopomyzella* zu beweisen scheint, daß zum Grundplan der Micropezoidea 4 *ors* gehören. Wahrscheinlich ist bei *Cypselosoma australis* und bei *Formicosepsis* eine gewisse Reduktion der vordersten *ors* eingetreten. Die 4 nahezu gleich langen und kräftigen und in einer Reihe stehenden Borsten von *Cypselosomatites, Cypselosoma gephyrae* und *Pseudopomyzella* scheinen mir den Grundplan der Micropezoidea relativ unverändert zu repräsentieren.

Bei den Micropezoidea s. str. sind nur 3 (oder weniger) *ors* vorhanden. Wahrscheinlich ist das ein synapomorphes Merkmal der in dieser Gruppe vereinigten Arten. Zwar gibt es auch bei ihr einige Arten mit einer größeren Zahl von *ors*: 4 bei *Cardiocephala triluminata* Cresson, 5 individuell bei *Rainieria postica* Curran. Das ist aber so gut wie sicher sekundär; denn die übrigen Arten der betreffenden Gattungen haben die normale Zahl (3) von *ors*.

Sichere Micropezoidea s. str. sind aus dem Baltischen Bernstein bekannt (*Electrobata*). Wollte man *Cypselosomatites* in diese Gruppe stellen ohne komplizierte und

deshalb unerlaubte Hilfshypothesen einzuführen, dann könnte man sie nur als einen inzwischen ausgestorbenen Seitenzweig aus der Stammgruppe der Micropezoidea s. str. deuten. Eine solche Annahme hätte aber keinesfalls mehr Wahrscheinlichkeit für sich als diejenige, die in *Cypselosomatites* einen Vertreter der Cypselosomatidae sieht. McAlpine versichert zwar, daß „*Cypselosomatites* shares no ambiguous apomorphic characters with the recent genera of Cypselosomatidae". Tatsächlich könnte aber die Costabruchstelle ein solches sein.

Eine Auseinandersetzung mit der Möglichkeit, daß *Cypselosomatites* in die Stammgruppe der Cypselosomatidae + Pseudopomyzidae gehört, würde viel zu weit führen. Eine solche Annahme wäre kaum zu begründen, wenn auch schwerlich ganz auszuschließen[1]).

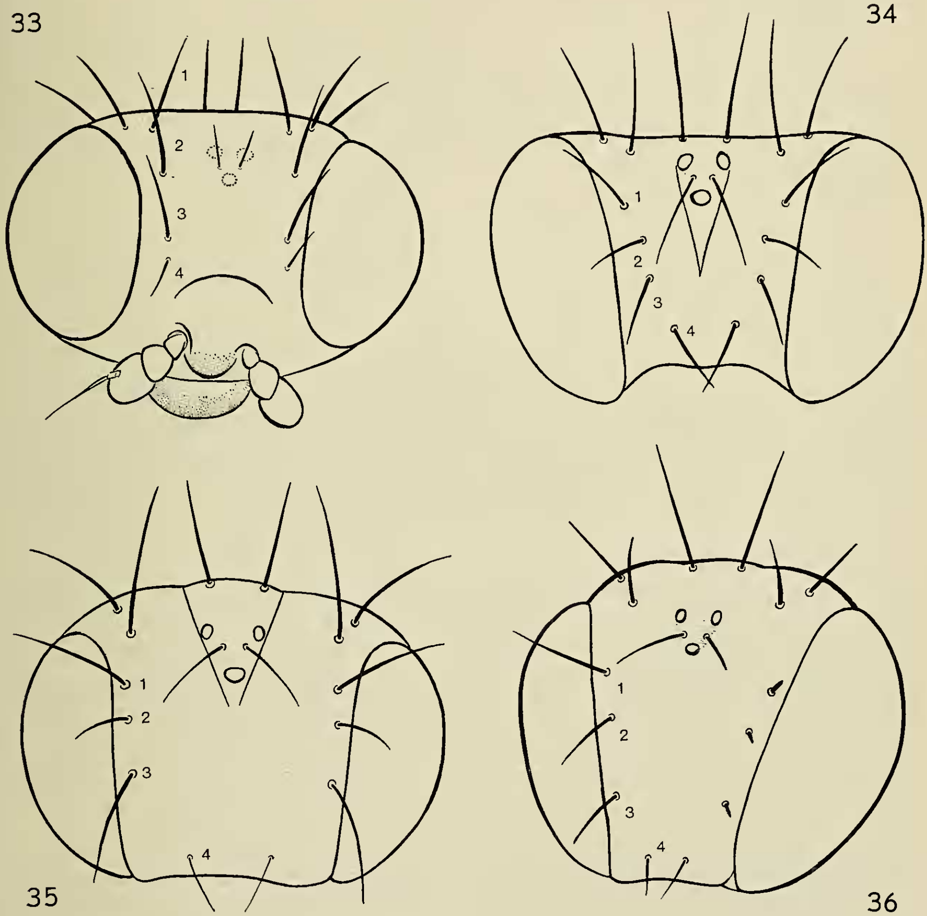


Abb. 33—36. Frontalansicht des Kopfes von *Cypselosomatites succini* Hennig (33; Baltischer Bernstein, nach Hennig 1965), *Cypselosoma* spec. (34; Nepal), *Cypselosoma australis* McAlpine (35) und *Formicosepsis tinctipennis* de Meijere (36; nach Hennig 1958). 1—4: Frontorbitalborsten (ors).

[1]) Inzwischen wurde ein Vertreter der Fam. Pseudopomyzidae im Baltischen Bernstein gefunden. Beschreibung wird in dieser Zeitschrift (Nr. 233) erfolgen.

Die Cypselosomatidae haben den Charakter einer eindeutigen Reliktgruppe. Das gilt für die geringe Artenzahl (etwa 5) wie für ihr beschränktes Verbreitungsgebiet. Die beiden heute bekannten rezenten Gattungen *Cypselosoma* und *Formicosepsis* unterscheiden sich habituell wie in ihren Einzelmerkmalen erheblich voneinander. Deshalb ist ihre nahe Verwandtschaft ja erst in neuerer Zeit erkannt worden. Wenn die Cypselosomatidae aber (allein oder, viel wahrscheinlicher, zusammen mit den fast weltweit verbreiteten, aber ebenfalls nicht sehr artenreichen Pseudopomyzidae) als Schwestergruppe der Micropezoidea s. str. angesehen werden müssen, dann ist anzunehmen, daß auch sie früher wesentlich artenreicher und weiter verbreitet waren als heute. Es dürfte auch Arten gegeben haben, die von den rezenten relativ stark verschieden waren. Bei den Pseudopomyzidae hat sich sogar in jüngster Zeit erst gezeigt, daß sie auch heute noch wesentlich formenreicher sind als man bis vor kurzem annehmen konnte.

Die Annahme, daß *Cypselosomatites* als eine solche etwas abweichende Form zu den Cypselosomatidae gehört, scheint mir mehr für sich zu haben als jede andere. Selbst in der Verbreitung ergibt sich eine Parallele zu den Micropezoidea s. spr.; denn auch hier scheinen die Bernsteinfossilien einer Gruppe anzugehören, die heute vorwiegend auf die orientalisch-papuanische Region beschränkt ist wie die Cypselosomatidae.

2. Nothyboidea

Über diese Gruppe habe ich mich zuletzt 1965 geäußert. Ein sicheres abgeleitetes Grundplanmerkmal ist noch immer nicht bekannt. Man könnte als solches vielleicht das Vorhandensein von nur 3 Frontorbitalborsten ansehen, wenn es sicher wäre, daß zum Grundplan der Acalyptratae 4 Frontorbitalborsten gehören. Aber diese Sicherheit besteht nicht, obwohl einige Gründe dafür sprechen. Außerdem ist eine Reduktion der Frontorbitalborsten bei den Schizophora sehr häufig durch Konvergenz eingetreten. Die von mir (1958) offengelassene Frage nach der Deutung der Kopfborsten einiger Familien der Nothyboidea dürfte heute beantwortet sein (siehe Hennig 1965b).

Von jeher sind Beziehungen einzelner Familien (vor allem der Megamerinidae und Tanypezidae) zu den Micropezoidea angenommen worden, auch in neuester Zeit. Aber zu dieser Gruppe kann keine der betreffenden Familien gehören, denn bei keiner sind die entscheidenden abgeleiteten Grundplanmerkmale der Micropezoidea (die geschlossene Legrohrscheide des Weibchens und die Besonderheiten des männlichen Kopulationsapparates) vorhanden. Es wäre höchstens denkbar, daß die eine oder andere Familie der Nothyboidea mit den Micropezoidea als deren Schwestergruppe näher verwandt ist als andere. Aber auch dafür gibt es bisher keine Anhaltspunkte.

Wahrscheinlich sind bei den Nothyboidea 2 engere Verwandtschaftsgruppen zu unterscheiden, von denen die eine (Tanypezidea: ♂ ohne bewegliche Surstyli; weitere Merkmale bei Hennig 1958) die Familien Strongylophthalmyiidae und Tanypezidae, die andere (Nothybidea: vordere *n* und hintere *pa* reduziert; siehe Hennig 1965b) die Familien Psilidae, Diopsidae, Nothybidae, Megamerinidae, und Syringogastridae (eigene Familie nach do Prado 1969) umfaßt. Vielleicht gehört in diese Gruppe auch die Familie Somatiidae mit der einzigen Gattung *Somatia*. Steyskal (1958b) möchte sie neben die Richardiidae stellen. Aber *Somatia* hat im weiblichen Legrohr getrennte Cerci, während bei den Richardiidae wie bei allen Oti-

toidea die verschmolzenen Cerci die Spitze eines Legbohrers bilden, von dem bei *Somatia* keine Spur vorhanden ist. Auch das männliche Postabdomen stimmt trotz des langen, schlauchförmigen Aedeagus nicht mit dem der Otitoidea überein. Ich halte es daher für ausgeschlossen, daß *Somatia* in diese Gruppe gehört. Die weitgehende Reduktion der Macrochaeten, die sich nicht deutlich aus der Körperbehaarung hervorheben, erschwert die Beurteilung von *Somatia* sehr. Mir will aber scheinen, als sei, wie bei den Nothybidea, die vordere *n* und die hintere *pa* ganz reduziert. Auch die Merkmale des Flügels ließen sich als Weiterbildungen der bei den Psilidae vorhandenen Besonderheiten gut verstehen. Von dieser Familie unterscheidet sich *Somatia* u. a. durch das Vorhandensein von 2 sklerotisierten Spermatheken (STEYSKAL 1958 und eigene Feststellung). Vielleicht ist zwischen den Somatiidae und Psilidae ein Schwestergruppenverhältnis anzunehmen wie zwischen den Rhopalomeridae und Sepsidae. Auch die Fühlerbildung, die ich leider nicht untersuchen konnte, würde vielleicht Hinweise auf die Verwandtschaftsbeziehungen von *Somatia* geben [1]).

Die Gattung *Schizostomyia* gehört wohl zu den Anthomyzoidea (siehe S. 44).

Aus dem Baltischen Bernstein (HENNIG 1965b, 1969a) sind die Megamerinidae, Psilidae und Diopsidae mit Sicherheit bekannt. Die von mir gezogenen Schlüsse auf das Alter der anderen Familien können nur als gut begründet gelten, wenn sich bestätigen sollte, daß die Nothyboidea tatsächlich eine monophyletische Gruppe sind, in der die oben angedeuteten Schwestergruppenverhältnisse angenommen werden müssen.

3. Otitoidea

Das System dieser Gruppe ist durch STEYSKAL (1961) wahrscheinlich in wenigstens einem wichtigen Punkte geklärt worden. Dieser Autor unterscheidet 2 Gruppen von Familien, von denen die eine die Familien Richardiidae und Otitidae (einschließlich Ulidiidae und Pterocallidae), die andere die Familien Platystomatidae, Pyrgotidae, ? Tachiniscidae und Tephritidae (Trypetidae) umfaßt.

Die Zusammenfassung der zuletzt genannten Familien beruht anscheinend auf dem Besitz eines „aedeagal apodem in the form of a fultella, as described by MUNRO (1947), wherein a pair of lateral arms project to the hypandrial ring" (STEYSKAL 1961, p. 402). Wenn es sich dabei wirklich um ein abgeleitetes Merkmal handelt, dann wäre die Monophylie dieser Familiengruppe gut begründet. Die Monophylie der an erster Stelle genannten Familiengruppe könnte dagegen durch das Fehlen dieses Merkmales nicht begründet werden.

4. Sciomyzoidea

Bisher sind noch immer keine Merkmale gefunden worden, mit deren Hilfe die Monophylie der Sciomyzoidea begründet werden könnte. Vielleicht kann eine gewisse Reduktion des 6. Abdominaltergites beim ♂ und seine (im Grundplan nur schwach ausgeprägte) Angliederung an das Postabdomen als ein solches angesehen werden. Während mindestens im Grundplan der Micropezoidea, Nothyboidea und Lauxanioidea das 6. Abdominalsegment (insbesondere -tergit) vom 5. nicht sehr verschieden ist und eine deutliche Grenze zwischen dem Praeabdomen (1.—5. Segment)

[1]) Siehe dazu Nachtrag S. 70.

und dem Postabdomen (6. und folgende Segmente) nicht besteht, ist bei allen mir bekannten Sciomyzoidea das 6. Tergit deutlich kleiner als das 5. (auch bei *Sciogriphoneura*), oft reduziert oder mit dem 7. + 8. Tergit zu einem einheitlichen Tergitkomplex verschmolzen. Nur für die Eurychoromyiidae gilt das nicht.

Eine engere Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Sciomyzoidea bilden wahrscheinlich die Sepsidae, Rhopalomeridae und vielleicht Eurychoromyiidae. Bei ihnen steht hinter dem Metathorakalstigma eine charakteristische, bei keiner anderen Familie vorhandene Börstchengruppe, wie zuerst J. F. McAlpine (1963; für die Eurychoromyiidae: 1968) erkannt hat. Bei allen daraufhin untersuchten Arten sind nur 2 Spermatheken vorhanden. Die 4 Spermatheken von *Eurychoromyia* könnten leicht durch Verdoppelung der ursprünglich erhaltenen 2 Spermatheken erklärt werden, aber die relativ ursprüngliche Ausbildung des Abdomens bei dieser Gattung ist verdächtig.

Unter den rezenten Vertretern dieser Gruppe hat nur die Gattung *Orygma* (Sepsidae) 3 Frontorbitalborsten. Es ist daher interessant, daß bei *Protorygma* im Baltischen Bernstein 4 *ors* vorhanden sind. Wenn dies, wie nicht unwahrscheinlich, dem Grundplan der Sepsidengruppe entspricht, und *Protorygma* tatsächlich zu den Sepsidae gehört, dann muß die Reduktion der Frontorbitalborsten mindestens bei den Sepsidae (mit 3 *ors* oder weniger) und Rhopalomeridae (2 *ors*) unabhängig erfolgt sein.

Zwischen den Sepsidae auf der einen und den Rhopalomeridae (? + Eurychoromyiidae, nach J. F. McAlpine 1968) auf der anderen Seite dürfte ein auch durch die geographische Verbreitung gut begründetes Schwestergruppenverhältnis bestehen (siehe Hennig 1965 b), das vor der Bernsteinzeit (also spätestens im Alttertiär) entstanden sein muß, wenn *Protorygma* wirklich zu den Sepsidae gehört.

Von den Merkmalen, die ich 1965 zur Begründung der Annahme, daß auch die Helcomyzidae mit der Sepsiden-Gruppe nahe verwandt sind, angeführt habe, muß wohl die prothorakale Praecoxalbrücke als zu unsicher (siehe S. 16—18) wenigstens vorläufig gestrichen werden. Ob der Besitz von nur 2 Spermatheken und die Beborstung des Prosternums ausreichen, um, als Synapomorphien gedeutet, die nahe Verwandtschaft der Helcomyzidae mit der Sepsiden-Gruppe zu beweisen, ist mindestens fraglich. Auch bei den Helcomyzidae ist die Reduktion der Frontorbitalborsten von 3 (nur bei der Gattung *Oedeparea* = *Heterocheila*) auf 2 unabhängig erfolgt. Als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Helcomyzidae, zu denen nach Steyskal (in litt.) auch *Icaridion* gehört, nennt Steyskal (1958 b) die Anordnung der Basalquerader (*tb*) und der „Abschlußquerader" der Analzelle (cu_{1b}) in einer Linie. Das Merkmal kommt auch bei einigen, aber nicht bei allen Coelopidae vor. Der Vollständigkeit halber müßte wohl auch der Rückzug der *ors* auf die obere Stirnhälfte (wahrscheinlich unter Verlust einer Borste) als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Helcomyzidae genannt werden, da *Protorygma* 4 *ors* besitzt. [Wenn die Helcomyzidae aber mit den Dryomyzidae oder Coelopidae näher verwandt sein sollten, dann müßte dieses Merkmal wohl dem Grundplan einer übergeordneten Gruppe zugeschrieben werden.]

Bei den Sciomyzidae, Dryomyzidae und Coelopidae sind noch 3 Spermatheken vorhanden [bei den Sciomyzidae wenigstens im Grundplan, wenn man der Familie die heute übliche Umgrenzung gibt]. Die Frage, ob die 3 Familien eine engere Verwandtschaftsgruppe bilden, läßt sich noch nicht beantworten. Bei allen (auch bei den fossilen Dryomyzidae und Sciomyzidae und bei *Sciogriphoneura*) sind nur 2 Frontorbitalborsten (oder weniger) vorhanden. Für sich allein reicht dieses Merkmal aber nicht aus, um die Monophylie der Gruppe zu begründen. Konvergenz wäre durchaus möglich. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Helcomyzidae mit den Dryomyzidae

oder Coelopidae näher verwandt sind als mit der Sepsidengruppe. Für die Dryomyzidae und Coelopidae gibt J. F. McAlpine (1963) noch an: „large prelabrum". Es ist aber noch nicht entschieden, ob dies oder die Verkleinerung des Clypeus („Praelabrum") bei den Sciomyzidae als abgeleitetes Merkmal anzusehen ist. Zu den Dryomyzidae gehört nach Steyskal (in litt.) auch *Baeopterum robustum* Lamb.

Mit der systematischen Gliederung der Sciomyzidae habe ich mich 1965 (b) in Anlehnung an die wichtige Arbeit von Steyskal (1965) auseinandergesetzt.

Aus dem Baltischen Bernstein sind die Familien Sciomyzidae (mit Fossilien aus verschiedenen Teilgruppen) und Dryomyzidae (*Prodryomyza*) bekannt.

5. Lauxanioidea

Unter diesem Namen habe ich (1958) die Familien Lauxaniidae, Celyphidae, Chamaemyiidae, (Eurychoromyiidae) und Periscelidae zusammengefaßt. Für die Eurychoromyiidae hat J. F. McAlpine (1968) gezeigt, daß sie vielleicht in die Sepsidengruppe (Sciomyzoidea, siehe S. 32) gehören, und für die Periscelidae gibt es Gründe, die für eine nahe Verwandtschaft mit den Aulacigastridae sprechen (siehe S. 37). Die Chamaemyiidae sind nach J. F. McAlpine (1963) mit den Sciomyzidae näher verwandt als mit den Lauxaniidae. Für diese Annahme gibt es aber bis jetzt keine rechte Begründung. Ich halte es für sehr gut möglich, daß die Chamaemyiidae nicht zu den Lauxanioidea gehören.

So bleiben für die Lauxanioidea mit einiger Sicherheit nur die beiden Familien Lauxaniidae und Celyphidae, deren nahe Verwandtschaftsbeziehung bisher wohl mit Recht niemals in Frage gestellt worden sind. Die Beibehaltung einer besonderen Überfamliie für diese beiden Familien hat ihren Grund vor allem darin, daß es bisher nicht möglich ist, die Verwandtschaftsbeziehungen der Lauxanioidea zu anderen Familien anzugeben.

Bei den rezenten Lauxaniidae sind stets nur 2 *ors* (sehr selten 1: *Paralauxania*) vorhanden. Es ist daher interessant, daß bei einer Art aus dem Baltischen Bernstein (*Hemilauxania incurviseta* Hennig 1965 b) 4 *ors* vorhanden sind. Das ist schon deshalb wichtig, weil bei fast allen anderen Überfamilien ebenfalls mehr als 3 *ors* (oft ebenfalls 4) zum Grundplan zu gehören scheinen. Übrigens sind auch bei den rezenten Celyphidae 3 (wenn auch nur sehr feine) *ors* vorhanden. Man muß sogar fragen, ob bei dieser Familie nicht auch das 4. Borstenpaar, das seiner Stellung nach 1 Paar von Interfrontalborsten sein könnte, zu den Frontorbitalborsten gehört und nur nach innen verschoben ist. Dieser Gedanke wird dadurch nahegelegt, daß in Höhe dieses Borstenpaares eine breite Lücke in der Reihe der Frontorbitalborsten vorhanden ist (vgl. Fig. 147 bei Hennig 1958). Auf jeden Fall zeigen auch die Celyphidae, das zum Grundplan der Lauxanioidea mehr Frontorbitalborsten gehören als bei den rezenten Lauxanioidea erhalten sind.

6. Pallopteroidea

Unter dem Namen Pallopteroidea hatte ich 1958 die 4 Familien Pallopteridae, Lonchaeidae, Neottiophilidae, Thyreophoridae und Piophilidae zusammengefaßt. Später (1969 a) habe ich es vorgezogen, 2 Überfamilien (Pallopteroidea und Piophiloidea) zu unterscheiden; denn bis jetzt läßt sich nicht sicher entscheiden, ob die Pallopteroidea im Sinne meiner Arbeit von 1958 wirklich eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden.

Speight (1969) kommt allerdings zu dem Ergebnis, daß die Pallopteroidea im alten Sinne eine der am besten begründeten Acalyptraten-Gruppen seien.

„Compared with other superfamilies, the number of sternal variants in Pallopteroidea is small, and the range of variation is narrow. The variants involved are all closely related by shape, and most of them are probably apomorphic. The Pallopteroidea thus show a greater cohesion of sternal variation than is found in other superfamilies. This suggests that if any of Hennig's groups is to be regarded as valid, the Pallopteroidea should surely be one of them."

Gut gesichert scheint die Annahme, daß wenigstens die 3 Familien Neottiophilidae, Piophilidae und Thyreophoridae zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, die ich 1958 „P i o p h i l a r i a e" nannte.

Bei dieser Gruppe, für deren Monophylie auch die Nekrophagie der Larven spricht, sind nur 2 *ors* vorhanden und die Cerci sind bei den Weibchen zur einheitlichen Spitze eines Legbohrers verschmolzen. Beim Weibchen sind nur 2 Spermatheken vorhanden und beim Männchen fehlen die Stigmen des 6. und 7. Abdominalsegmentes.

Bisher war nicht bekannt, daß die Weibchen der Thyreophoridae nur 2 Spermatheken und verschmolzene Cerci besitzen. Ich habe mich durch Untersuchung mehrerer Arten davon überzeugen können, daß die Familie in beiden Merkmalen mit den übrigen Piophilariae übereinstimmt.

Bei der Gattung *Actenoptera* (Familie Neottiophilidae) scheinen 3 Frontorbitalborsten vorhanden zu sein, von denen die vordere nach innen gebogen ist (Fig. 168 bei Hennig 1958). Meine Vermutung, daß es sich dabei um eine Neubildung (Verstärkung einer Borste der Stirnbehaarung) handelt, wurde durch eine Anzahl von Exemplaren einer offenbar neuen Art (aus Neufundland) im Entomology Research Institute, Ottawa, bestätigt. Die vordere, nach innen gebogene Borste ist also allenfalls als *„ori"* zu bezeichnen (wie bei den Trypetidae und Calyptratae), und die Reduktion der *ors* auf 2 kann als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Piophilariae gelten.

Zu den Piophilidae gehört ohne Zweifel auch die Gattung *Clusina*. Das geht aus der Untersuchung eines Typus der von Curran in der Familie Clusiidae aus Kartabo beschriebenen *Clusina nigriventris* im American Museum of Natural History, New York, hervor. Im Entomology Research Institute, Ottawa, sah ich 5 Arten aus Südamerika (1 aus Chile, 1 aus Ecuador, 3 aus Peru), von denen einige sicher zu *Clusina* gehören. Die Piophilidae sind also in Südamerika mit endemischen Arten zahlreicher vertreten, als man bisher annehmen konnte.

Umstritten sind die Pallopteridae und Lonchaeidae.

Die P a l l o p t e r i d a e stimmen in einigen abgeleiteten Merkmalen (Fehlen des 6. und 7. Abdominalstigmas beim Männchen, verschmolzene Cerci und nur 2 Spermatheken beim Weibchen) mit den Piophilariae überein. Stärker abgeleitet als diese sind sie im Vorhandensein von nur 1 Frontorbitalborste (*ors*) und darin, daß das 7. Tergit und Sternit des Weibchens zu einer geschlossenen Legrohrscheide verschmolzen sind. Vielleicht kann auch das Fehlen der Vibrissen als abgeleitetes Merkmal angesehen werden.

Dafür, daß es sich beim Fehlen der Vibrissen um ein Reduktionsmerkmal handelt, könnte die Gattung *Omomyia* sprechen, die zu den Thyreophoridae zu gehören scheint, bei der aber die Vibrissen im Gegensatz zu allen anderen Arten dieser Familie ebenfalls fehlen. Die systematische Stellung der Gattung war bisher umstritten (Thyreophoridae oder Pallopteridae). Nach meinen Untersuchungen ist die Praefrons bei allen Piophilariae in der Mitte membranös, bei den Pallopteridae dagegen gleichmäßig sklerotisiert. Die membranöse Aufweichung der mittleren Praefrons bei

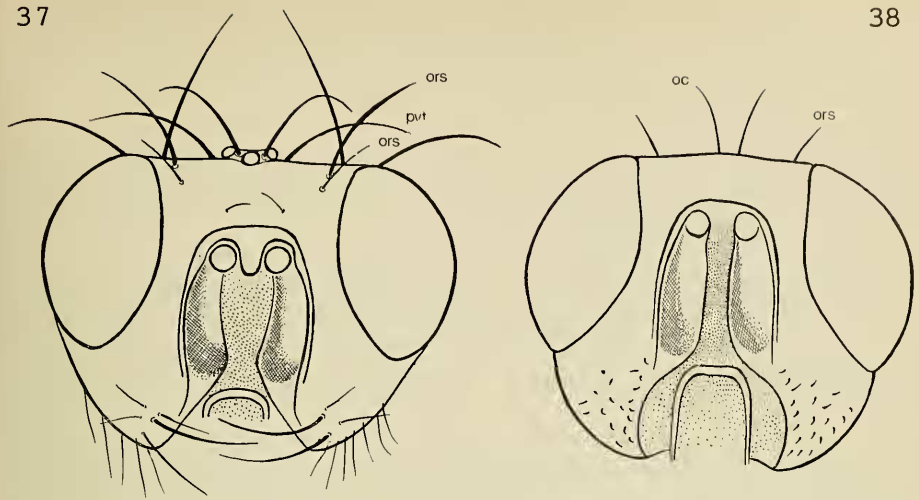


Abb. 37—38. Kopf (Praefrons) von *Dasyphlebomyia stylata* Becker (37; Thyreophoridae) und *Omomyia regularis* Curran (38; Thyreophoridae).

Omomyia regularis Curran (Abb. 38) ist daher eine starke Stütze für die Annahme Steyskal's (1965 in Stone et alii), nach der die Gattung zu den Thyreophoridae gehört. Die 2. Art, *O. hirsuta* Coquillett, erinnert auch habituell stärker an andere Thyreophoridae. Wie bei diesen ist das Scutellum des Männchens vergrößert. Zu den Pallopteridae gehören dagegen, wie ich mich selbst überzeugt habe, die Gattungen *Eurygnathomyia, Palloptera, Neomaorina* (Neuseeland), *Aenigmatomyia, Heloparia, Pseudopyrgota, Homaroides* und *Sciochthis* (nach J. F. McAlpine in litt.). *Hypsomyia* (Neuguinea: D. K. McAlpine 1965) gehört dagegen zu den Otitoidea (*Rhadinomyia* nach D. K. McAlpine in litt.).

Ursprünglicher als die Piophilariae sind die Pallopteridae in der gleichmäßig sklerotisierten Praefrons.

Nach dieser Merkmalsverteilung wäre es durchaus möglich, daß zwischen den Pallopteridae und den Piophilariae ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Ehe das angenommen werden darf, müssen aber die Verwandtschaftsbeziehungen der Pallopteridae zu den *Lonchaeidae* geklärt werden. Früher wurden diese beiden Gruppen nicht als verschiedene Familien angesehen.

[Die Lonchaeidae stimmen mit den Pallopteridae im Besitz einer geschlossenen Legrohrscheide und im Besitz von nur 1 Frontorbitalborste (*ors*) überein. Wenn man diese an sich zweifellos apomorphen Merkmale als Synapomorphien deutet, könnte man die Lonchaeidae + Pallopteridae als monophyletische Gruppe ansehen, wie ich das bisher getan habe. Schwierigkeiten bereitet der männliche Kopulationsapparat, doch könnten diese Schwierigkeiten möglicherweise überwunden werden. Aber die Lonchaeidae sind im Vorhandensein des 6. und 7. Abdominalstigmas beim Männchen und dreier Spermatheken beim Weibchen ursprünglicher als die Pallopteridae und auch ursprünglicher als die Piophilariae. Wenn man die Pallopteridae + Lonchaeidae als monophyletische Gruppe ansehen wollte, dann müßten die Reduktion des 6. und 7. männlichen Abdominalstigmas und die Reduktion einer Spermatheka bei den Pallopteridae und bei den Piophilariae unabhängig, durch Konvergenz erfolgt sein.]

Nach J. F. McAlpine (1962) sollen die Lonchaeidae und Pallopteridae mit den Otitoidea am nächsten verwandt sein, aber nicht als deren Schwestergruppe. Vielmehr hält er die Pallopteridae für die Schwestergruppe der Otitoidea und die Lonchaeidae für die Schwestergruppe der Pallopteridae + Otitoidea. Meiner Ansicht nach läßt sich diese Annahme nicht beweisen.

[Die Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Lonchaeidae und Pallopteridae muß daher vorläufig offen bleiben, und die Monophylie der Pallopteroidea in der Umgrenzung, die ich der Gruppe 1958 gab, kann nicht als gesichert gelten. Sicher scheint nur die Monophylie der Piophilariae.]

Sowohl die Pallopteridae (*Pallopterites*) wie die Lonchaeidae (*Morgea* und *Glaesolonchaea*) sind aus dem ostbaltischen und dänischen Bernstein bekannt (Hennig 1967 und 1969 a), nicht aber die Piophilariae. Es wäre allerdings möglich, daß die Familie Proneottiophilidae (mit der einzigen Art *Proneottiophilum extinctum*) in diese Gruppe gehört.

Proneottiophilum gehört zu den interessantesten, aber auch zu den am schwierigsten zu beurteilenden Fossilien aus dem Baltischen Bernstein. Mit den möglichen Verwandtschaftsbeziehungen dieser Form habe ich mich 1969 (a) ziemlich ausführlich beschäftigt mit dem Ergebnis, daß *Proneottiophilum* ein „überlebender Seitenzweig" aus der Stammgruppe der Piophiloidea (= Piophilariae der vorliegenden Arbeit) gewesen sein könnte. Wenn das der Fall ist, dann müßten wir allerdings annehmen, daß die Herausbildung eines Legbohrers mit verschmolzenen Cerci und die Reduktion der Frontorbitalborsten (*ors*) auf weniger als 3 bei den Piophilariae unabhängig von der gleichen Entwicklung bei anderen Gruppen erfolgt ist.

[Wenn sich dagegen zeigen sollte, daß die Lonchaeidae und Pallopteridae zusammen mit den Piophilariae tatsächlich eine monophyletische Gruppe bilden, wie ich 1958 annahm, und wie auch Speight (1969) vermutet, dann könnte *Proneottiophilum* nur als überlebender Seitenzweig aus der Stammgruppe dieser Pallopteroidea gedeutet werden. Sollte aber sogar, noch darüber hinausgehend, wahrscheinlich gemacht werden können, daß die gesamten Pallopteroidea zusammen mit den Otitoidea eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden, zu deren apomorphen Grundplanmerkmalen mindestens die Verschmelzung der Cerci im weiblichen Legrohr und die Reduktion der Frontorbitalborsten auf höchstens 2 gehört, dann wird *Proneottiophilum* eine völlig rätselhafte Form; denn ich sehe für sie keine Möglichkeit, Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Gruppen als zu den Piophilariae oder möglicherweise zu den gesamten Pallopteroidea anzunehmen.]

Auf jeden Fall gehört *Proneottiophilum* zu jenen Fossilien, die zwar morphologisch interessant sind, die aber keine Aufschlüsse über das Mindestalter rezenter Tiergruppen liefern können, weil sie überwiegend (bzw. an den entscheidenden Strukturen) plesiomorphe Merkmale besitzen. Darüber hinaus ist *Proneottiophilum* ein guter Beleg für die namentlich von Palaeontologen oft bestrittene Tatsache, daß eine sichere Deutung von Fossilien unmöglich ist, wenn die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen derjenigen rezenten Tiergruppen, zu denen sie gehören könnten, nicht hinreichend bekannt sind.

7. „Familien mit unklaren Verwandtschaftsbeziehungen"

Es scheint mir heute möglich, unter den Familien, die ich in meiner früheren Arbeit unter dieser Überschrift zusammengefaßt hatte, mehrere engere Verwandtschaftsgruppen zu unterscheiden, obwohl es noch immer nicht leicht ist, deren Mono-

phylie mit Sicherheit zu begründen. Die folgenden Ausführungen haben daher in besonderem Maße den Charakter von Arbeitshypothesen.

7a. Anthomyzoidea

Als einziges abgeleitetes Grundplanmerkmal dieser Gruppe kann bisher nur die Verkürzung der Analader genannt werden. Das ist aber ein so triviales, bei vielen Teilgruppen der Schizophora ganz offensichtlich unabhängig entstandenes Merkmal, daß damit allein die Monophylie einer Gruppe nicht begründet werden kann. Außerdem ist die Verkürzung der Analader bei manchen Formen nur sehr geringfügig. Ein vielleicht besseres, aber ebenfalls nicht eindeutiges Indiz ist der Bau der Fühler, über den bereits oben (S. 11—12) gesprochen wurde.

Mit größerer Sicherheit läßt sich die Monophylie zweier Teilgruppen begründen, die daher zunächst gesondert behandelt werden sollen.

Die 1. Teilgruppe (Periscelidea) umfaßt die Familien Periscelidae, Aulacigastridae, Asteiidae und die *Teratomyza*-Gruppe[1]).

Bei diesen Familien ist die Praefrons durchgehend sklerotisiert, in der Mitte nicht mebranös aufgeweicht (Abb. 39—41). Costabruchstellen sind im Grundplan nicht vorhanden. Beides sind relativ ursprüngliche Merkmale, mit deren Hilfe die Monophylie der Gruppe nicht begründet werden kann. Es gibt aber auch einige offensichtlich apomorphe Merkmale:

1. „Mundöffnung" groß (vergrößert). Die Praefrons erscheint dadurch in charakteristischer Weise aufgewölbt, in der Profillinie konvex.
2. Im Grundplan sind nur 2 Frontorbitalborsten (*ors*) erhalten.
3. Hintere Postalarborste (*pa*) reduziert: nur 1 *pa* (die vordere) erhalten.

Zu den einzelnen Familien der Periscelidea läßt sich folgendes sagen:

An der Monophylie der Periscelidae kann nicht gezweifelt werden. Da aber einige der Merkmale, die ich früher (1958, 1969b) zur Begründung dieser Annahme angegeben habe, offenbar zum Grundplan der übergeordneten Gruppe Periscelidea gehören, können heute nur noch 2 als abgeleitete Grundplanmerkmale der Familie Periscelidae angesehen werden:

1. Ozellarborsten neben dem Ozellenhöcker (Fig. 145 bei Hennig 1958).
2. Begrenzende Adern der Analzelle stark verblaßt (Fig. 155, l. c.).

Nach Sturtevant (1925/1926) zeichnen sich die Periscelidae auch dadurch aus, daß alle 3 Spermatheken an einem Ausführgang sitzen, während bei allen anderen Familien 2 Ausführgänge (mit 1 bzw. 2 Spermatheken im Grundplan) vorhanden sind. Es ist aber fraglich, ob dieses Merkmal für alle Periscelidae oder nur für die Gattung *Periscelis* gilt.

Abgeleitete Merkmale sind an sich auch das Vorhandensein von nur 1 Frontorbitalborste (*ors*) und das Verblassen der Costa hinter der Mündung von r_{4+5}. Beide Merkmale kommen aber auch bei der *Teratomyza-Gruppe* vor, und bis jetzt kann mindestens die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß sie zum Grundplan einer übergeordneten, beide Familien umfassenden monophyletischen Gruppe gehören.

Auch die Asteiidae sind zweifellos eine monophyletische Gruppe. Das Fehlen einer Costabruchstelle ist ein ursprüngliches Merkmal, das die Asteiidae unter den Periscelidea nur mit den Periscelidae teilen. Ursprünglicher als die Periscelidae sind

[1]) Familie Teratomyzidae, siehe Nachtrag S. 70.

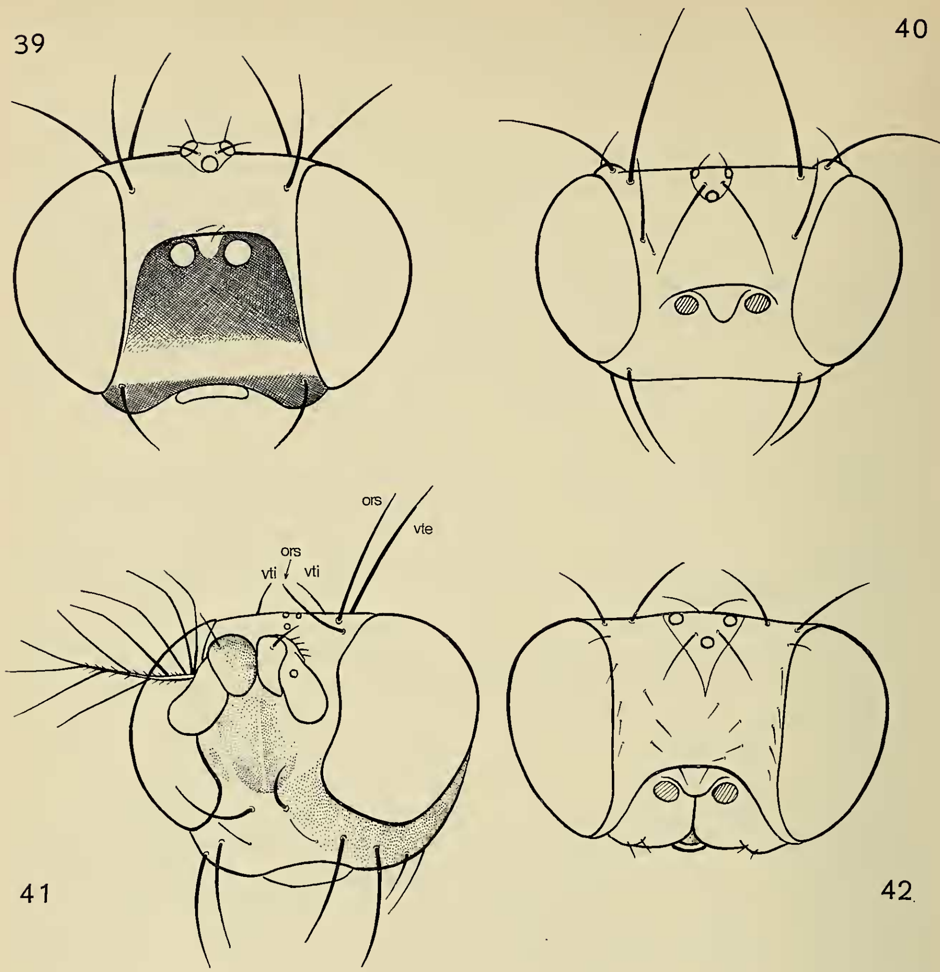


Abb. 39—42. Kopf (Praefrons) von *Asteia amoena* Meigen (39; Asteiidae), einer unbeschriebenen Art aus der *Teratomyza*-Gruppe (40; Mt. Glorious, Australien, ERI, Ottawa), von *Stenomicra* spec. (41; Nova Teutonia, Brasilien, Stirnborsten nur einseitig gezeichnet) und *Gayomyia* spec. (42; Australien, ERI, Ottawa).

sie darin, daß die Costa bis zur Mündung von m_1 voll entwickelt ist, und ebenso im Vorhandensein von 2 *ors*.

Von den 6 abgeleiteten Merkmalen, die ich 1958 (p. 643—644) angeführt habe, muß das letzte („nur 1 *ors* vorhanden") gestrichen werden, da es nur bei abgeleiteten Gattungen vorkommt und noch nicht zum Grundplan der Familie gehört. Unsicher ist, ob auch das Vorhandensein von nur 2 Spermatheken unter den abgeleiteten Grundplanmerkmalen genannt werden darf: bis jetzt ist nur 1 Art mit im übrigen recht abgeleiteten Merkmalen untersucht worden. Mit der systematischen Gliederung der Familie habe ich mich 1969a ausführlich beschäftigt.

Zu den Aulacigastridae habe ich 1969b außer den Gattungen *Aulacigaster* und *Schizochroa* mit ausführlicher Begründung auch die Gattungen *Planinasus*

und *Cyamops* gestellt. Die 9 abgeleiteten Grundplanmerkmale, die ich dort für die Familie angab, waren auf den Grundplan der Schizophora bezogen. Nachdem nun die Zugehörigkeit der Aulacigastridae zu einer engeren Verwandtschaftsgruppe („Periscelidea", siehe oben) ziemlich sicher festzustehen scheint, müssen einige Merkmale, die ich 1967 für die Aulacigastridae angab (Merkmal 3, 5, 6, 8, 9) dem Grundplan dieser übergeordneten Gruppe zugeschrieben werden.

Für die Aulacigastridae bleiben demnach nur einige abgeleitete Merkmale, die noch nicht zum Grundplan der Periscelidea gehören:

1. Das vollständige Fehlen der Postvertikalborsten (Merkmal „1" in meiner Arbeit von 1969 b),
2. Die Reduktion der Ozellarborsten (Merkmal „2"),
3. Die Costabruchstelle an der Mündung von *sc* (Merkmal „4"),
4. Die Verschmelzung des Endabschnittes der Subcosta mit r_1 (Merkmal „7").

Dieser Katalog muß allerdings noch weiter eingeschränkt werden, wenn man auch die Gattung *Stenomicra* zu den Aulacigastridae stellt. Früher (1958) habe ich mich mit COLLIN für deren Zugehörigkeit zu den Anthomyzidae ausgesprochen. Aber damals ging es vor allem um die Frage, ob *Stenomicra* zu den Drosophiloidea gehört, wie manche Autoren angenommen hatten. Das halte ich nach wie vor für ausgeschlossen. Aber zu den Anthomyzidae und ihren nächsten Verwandten dürfte *Stenomicra* auch nicht gehören, denn ihr fehlt die für diese Familiengruppe anscheinend charakteristische membranöse Aufweichung der mittleren Praefrons. Die Praefrons ist vielmehr durchgehend sklerotisiert und hat die für die meisten Vertreter der Periscelidea charakteristische Form: Im Profil liegt nicht der „Mundrand" am weitesten vorn, sondern ein weiter oben gelegener Abschnitt der Praefrons, neben dem die vordersten Backenborsten („Vibrissen") stehen. Von da fällt sie nach hinten zum Mundrande ab (vgl. z. B. Fig. 1 bei COLLIN 1944 und Abb. 41 der vorliegenden Arbeit). Eine derartige Ausbildung der Praefrons kommt meines Wissens bei den Anthomyzidae und ihren nächsten Verwandten (Anthomyzidea, siehe unten) nicht vor, gehört aber anscheinend (wenigstens in einer Vorstufe) zum Grundplan der Periscelidea. Arten der Gattung *Cyamops* sind der Gattung *Stenomicra* in der Ausbildung der Praefrons besonders ähnlich. Mit den anderen Periscelidea teilt *Stenomicra* auch das Vorhandensein von nur 2 *ors* und 1 *pa*. Beide Merkmale kommen allerdings auch bei einigen relativ abgeleiteten Anthomyzidea vor.

Innerhalb der Gruppe Periscelidea können wohl nur die Aulacigastridae als nächste Verwandte der Gattung *Stenomicra* angesehen werden. Für die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den übrigen Familien (Periscelidae, Asteiidae, *Teratomyza*-Gruppe) gibt es keine Anhaltspunkte. Mit den Aulacigastridae aber teilt *Stenomicra* die Reduktion der Ozellarborsten, also ein Merkmal, das sonst bei den Periscelidea (abgesehen von einigen abgeleiteten Arten der *Teratomyza*-Gruppe) nicht vorkommt.

Ursprünglicher als die eigentlichen Aulacigastridae ist *Stenomicra* im Vorhandensein der Postvertikalborsten. Zwischen *Stenomicra* und den Aulacigastridae im engeren Sinne (*Cyamops, Planinasus, Schizochroa, Aulacigaster*) besteht vielleicht ein Schwestergruppenverhältnis. Wenn das zutrifft, dann müssen einige der abgeleiteten Merkmale, in denen *Stenomicra* mit einigen, aber nicht mit allen anderen Aulacigastridae übereinstimmt, unabhängig entstanden sein: 2 Spermatheken (auch bei *Planinasus*, aber noch nicht bei den anderen Gattungen), Fehlen der Basalquerader (auch bei *Schizochroa* und *Aulacigaster*, aber noch nicht bei *Planinasus* und *Cyamops*).

Im übrigen dürften einige der Reduktionsmerkmale auf die winzige Körpergröße der *Stenomicra*-Arten zurückzuführen sein. Das gilt für die Verschmälerung der

Flügelbasis und die Reduktion der Alula wahrscheinlich ebenso wie für die Reduktion der Basalquerader und für Veränderungen im Bereich der Subcosta-Mündung. Die Costa ist so schwach sklerotisiert, daß die Costabruchstelle namentlich bei trockenen Tieren nur sehr schwer feststellbar ist. Die Subcosta mündet vor dem Erreichen des Flügelrandes frei in der Flügelfläche. Es könnte gut sein, daß ihr Endabschnitt ursprünglich mit r_1 verschmolzen war wie bei den übrigen Aulacigastridae, daß die auf der Reduktion der Körpergröße beruhenden Vereinfachungen das jedoch nicht mehr erkennen lassen.

Stenomicra scheint mit zahlreichen noch unbeschriebenen Arten viel weiter verbreitet zu sein als alle anderen Gattungen der Aulacigastridae.

Eine sicher monophyletische Einheit, die erst vor kurzem von VOCKEROTH (im Druck) erkannt wurde, ist die *Teratomyza*-Gruppe[1]). Bei ihr ist nur 1 Frontorbitalborste (*ors*) vorhanden, und die Costa endet an der Mündung von r_{4+5} oder geht nur wenig darüber hinaus. In beiden zweifellos abgeleiteten Merkmalen stimmt die *Teratomyza*-Gruppe mit den Periscelidae überein, aber es ist fraglich, ob daraus auf eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Familien geschlossen werden darf.

Bei einigen Arten der *Teratomyza*-Gruppe aus N.S.Wales (Australien) ist nach meinen Notizen aus Ottawa vor der kräftigen *ors* noch eine 2. sehr feine Borste vorhanden, die vielleicht als Rudiment der vorderen *ors* zu deuten ist.

Über die genannten hinaus sind für die *Teratomyza*-Gruppe noch weitere abgeleitete Merkmale charakteristisch:

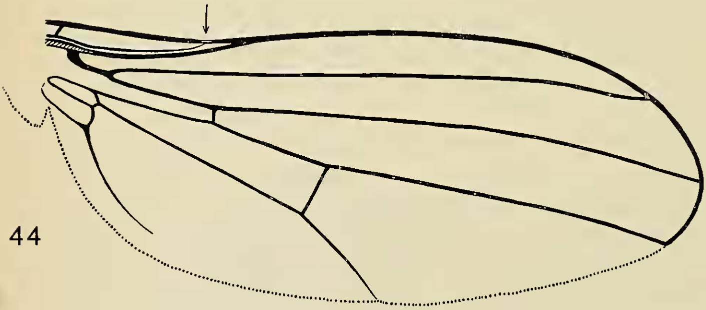
Das Vorhandensein von nur 2 Spermatheken, einer Costabruchstelle, die stark verlängerten und namentlich an der Basis verschmälerten Flügel, die rudimentäre Alula und die Verschiebung der hinteren Querader, die nahezu (bei einigen Arten



43



45



44

Abb. 43—45. Flügel einer unbeschriebenen Art aus der *Teratomyza*-Gruppe (43; Nova Teutonia, Brasilien), Flügel von *Gayomyia* spec. (44; Australien, ERI, Ottawa) und Kopf (Frontalansicht) einer unbeschriebenen Art aus der *Teratomyza*-Gruppe (45; Nova Teutonia, Brasilien).

[1]) Familie Teratomyzidae, siehe Nachtrag S. 70.

tatsächlich) unter der vorderen Querader steht. Die Gattung *Neogeomyza* (siehe unten) hat allerdings ein etwas ursprünglicheres Flügelgeäder.

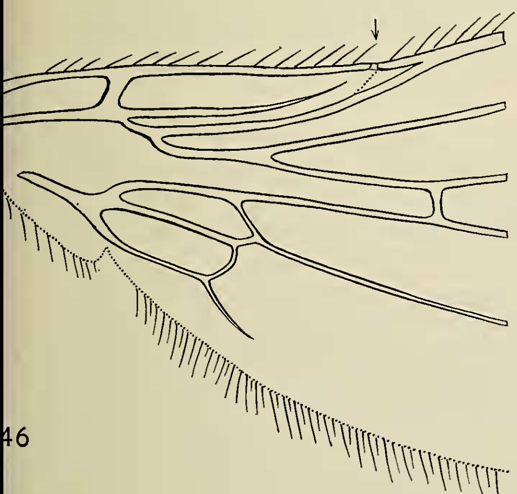
Ein besonderes Problem ist die Analader. Bei einigen Arten ist sie sehr kurz (Abb. 43), bei anderen aber sehr lang. Darauf hat schon MALLOCH (1933) hingewiesen. Nach meinen Notizen erreicht aber auch bei diesen Arten die Analader niemals den Flügelrand. Sie ist auch hier keine wirklich kräftige Ader, sondern eher eine Falte oder ein „Schatten" mit unscharfer Begrenzung. Ich halte es für wahrscheinlich, daß hier eine ähnliche sekundäre Verlängerung der Analader stattgefunden hat, wie ich sie 1958 für *Curtonotum* (Drosophiloidea) beschrieben habe.

Vor den Untersuchungen von VOCKEROTH schien *Teratomyza* die einzige „Gattung" der Acalyptratae mit einer auf Neuseeland und Chile beschränkten Verbreitung zu sein. Heute sind nicht weniger als etwa 1 Dutzend Arten aus Neuseeland, Australien (nordwärts bis Queensland), Südamerika (nordwärts bis Südbrasilien) und aus Nepal bekannt (VOCKEROTH im Druck).

Auf eine Anregung von Dr. R. VOCKEROTH hin habe ich im Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris die Typen von *Neogeomyza antennata* und *Scelomyza hirticornis* untersucht, um seine Vermutung, daß auch *Neogeomyza* zur *Teratomyza*-Gruppe gehört, zu prüfen. Beide afrikanischen Arten wurden von SÉGUY (1938) in der Familie Opomyzidae beschrieben.

Scelomyza dürfte wirklich zu den Opomyzidae gehören. Die Praefrons ist in der Mitte mebranös, und auch sonst spricht nichts gegen diese Annahme. *Neogeomyza* gehört dagegen meiner Ansicht nach sicher zur *Teratomyza*-Gruppe. Die Praefrons ist vollkommen gleichmäßig sklerotisiert; ihr Unterrand zeigt in der Mitte keine Spur eines Einschnittes, der den Beginn einer membranösen Aufweichung andeuten könnte. Ursprünglicher als bei anderen Arten der Gruppe ist anscheinend das Flügelgeäder: Die Costa ist bis zur Mündung von m_1 entwickelt, in dem Abschnitt zwischen r_{4+5} und m_1 aber ganz wesentlich schwächer als am Vorderrande des Flügels. Sie ist in diesem Abschnitt schon am trockenen Flügel nur schwer zu erkennen, bei einem

46



47

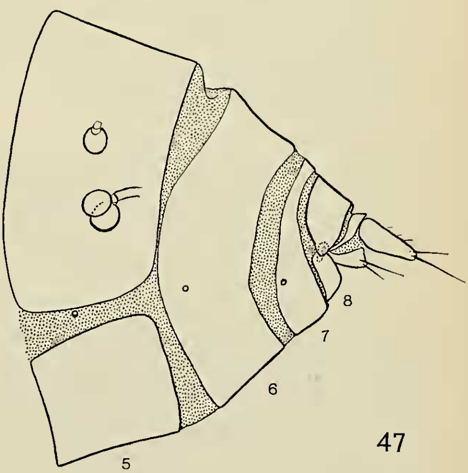


Abb. 46—47. Flügel (proximale Hälfte) von *Schizostomyia* spec. (46; Chiloe, ERI, Ottawa) und Endsegmente des weiblichen Abdomens von *Cyamops halterata* Sabrosky (Aulacigastridae).

mikroskopischen Präparat ist praktisch nicht zu entscheiden, ob eine verstärkte Costa zwischen r_{4+5} und m_1 vorhanden ist, oder ob sie hier fehlt wie am Hinterrande des Flügels. *Neogeomyza antennata* ist bisher die einzige aus Afrika bekannte Art der *Teratomyza*-Gruppe. Frey (1958) hat auch 2 Arten von den Philippinen beschrieben.

Bei der 2. Gruppe von Familien, die ich unter dem Namen Anthomyzidea zusammenfasse, befindet sich in der Mitte der Praefrons eine verhältinsmäßig breite membranöse Zone, und diese ist meist zu einer Furche eingesunken (Abb. 48). Bisher sind niemals mehr als 2 Spermatheken gefunden worden.

Zu dieser Gruppe gehören die Familien Acartophthalmidae, Clusiidae, Anthomyzidae, Opomyzidae und Chyromyidae.

Über die beiden zuerst genannten Familien weiß ich dem bereits 1958 Gesagten nichts wesentlich neues hinzuzufügen. Beide sind wohl sicher monophyletisch und [wahrscheinlich] nahe miteinander verwandt. Auch an der Monophylie der Chyromyidae bestehen keine Zweifel. Ihre Zugehörigkeit zu den Anthomyzidea wird wohl durch den membranösen Mittelstreifen der Praefrons angezeigt (Abb. 51). Dasselbe gilt für die Opomyzidae, deren Abgrenzung gegenüber den Anthomyzidae früher oft Schwierigkeiten bereitet hat.

Zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Opomyzidae (Hennig 1958) müssen noch das Vorhandensein von nur 1 kräftigen Frontorbitalborste (Abb. 46) und die verschmolzenen Cerci hinzugefügt werden. Auch das Fehlen der „Vibrissen" bzw. überhaupt der Backenborsten gehört vielleicht zu den abgeleiteten Merkmalen dieser Familie. Einige der von mir 1958 angegebenen Merkmale (z. B. 3 und 4) gehören dagegen nicht ausschließlich zum Grundplan der Opomyzidae, sondern bereits zu dem der Anthomyzoidea. Postvertikalborsten fehlen meist, sind aber bei *Anomalochaeta* (Abb. 50; divergierend) vorhanden. Im Vergleich mit den Anthomyzidae haben die Opomyzidae überwiegend abgeleitete Merkmale. Aber sie besitzen 2 wohl entwickelte Postalarborsten (*pa*). Bei allen untersuchten Anthomyzidae habe ich dagegen stets nur 1 *pa* gefunden; die hintere *pa* fehlt. Das ist sicher ein abgeleitetes Merkmal, das für die Monophylie der Anthomyzidae und wohl auch für die Annahme spricht, daß zwischen diesen und den Opomyzidae nur ein Schwestergruppenverhältnis angenommen werden kann.

Die meisten Gattungen der Anthomyzidae besitzen nur 3 Frontorbitalborsten (*ors*), von denen die vordere schwach und stark nach innen gebogen sein kann. Bei *Mumetopia* sind die beiden vorderen sehr kurz und schwach. Nur bei der Gattung *Amygdalops* habe ich 4 *ors* gefunden, von denen aber die beiden vorderen sehr kurz und schwach ausgebildet sind.

Recht charakteristisch sind für die Anthomyzidae auch die kleinen konvergierenden *pvt*. Wenn heute auch feststeht, daß man auf die Richtung der pvt kein allzu großes Gewicht legen darf, so ist das Merkmal doch nicht ganz bedeutungslos. Postvertikalborsten, die man nur als schwach divergierend bezeichnen kann, habe ich bei *Anthomyza terminalis* Loew gesehen. Im allgemeinen haben die Anthomyzidae eine Costabruchstelle an der Mündung von *sc*. Sie ist aber manchmal so schwach ausgebildet (z. B. bei *A. terminalis*), daß man im Zweifel sein kann, ob man hier überhaupt von einer Bruchstelle sprechen kann. Wahrscheinlich muß man bei diesen zwerghaften Formen mit schwach sklerotisiertem Flügelgeäder überall auch mit einer sekundären Schließung der Bruchstelle rechnen.

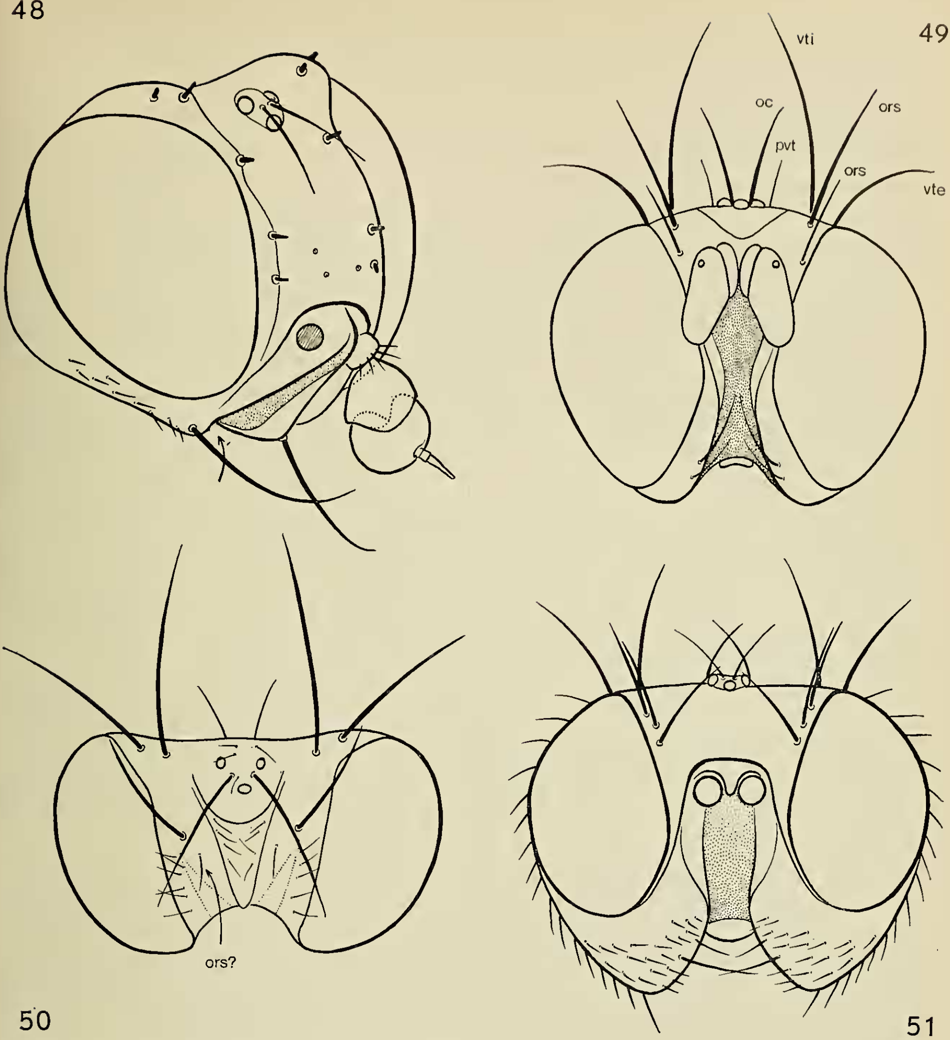


Abb. 48—51. Kopf von *Clusia flava* Meigen (48; an der durch Pfeil bezeichneten Stelle ist die Praefrons zu der membranösen Mitte hin tief eingesunken), *Anthomyza terminalis* Loew (49; Anthomyzidae), *Anomalochaeta guttipennis* Zetterstedt (50; Opomyzidae) und *Chyromya flava* L. (51; Chyromyidae). Der Pfeil in Abb. 50 weist auf die schwache Borste hin, die möglicherweise als vordere ors zu deuten ist.

Wenn man zu den Anthomyzidae nur die Gattungen *Anthomyza, Ischnomyia, Paranthomyza* (deren Trennung schwerlich berechtigt ist), *Anagnota, Mumetopia, Amygdalops* und dazu vielleicht noch die nur unvollkommen bekannten Gattungen *Echidnocephalus*[1]) und (nach WIRTH) *Chamaebosca* rechnet, dann ist das eine gut begründete Gruppe.

Fraglich bleiben von den Gattungen, die ich 1958 anführte, noch *Nothoasteiia* und *Waterhouseia*. *Cyamops, Teratomyza* und *Stenomicra* gehören zu den Periscelidea (siehe oben).

---

[1]) Über *Echidnocephalus* siehe Nachtrag S. 71.

Problematisch sind leider auch noch immer die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattungen *Melanthomyza, Gayomyia, Schizostomyia* und *Paraleucopis.*

Die Gattung *Melanthomyza* beschrieb Malloch (1933) bei den Anthomyzidae. Er verglich sie mit *Teratomyza* (ebenfalls Anthomyzidae nach Malloch). Für die Annahme einer näheren Verwandtschaft mit der *Teratomyza*-Gruppe kann ich keinen Anhaltspunkt finden. Von den Anthomyzidae und ihren nächsten Verwandten (Anthomyzidea, siehe oben) unterscheidet sich *Melanthomyza* durch die vollständig sklerotisierte Praefrons. Das ist aber ein ursprüngliches Merkmal, das keine nähere Verwandtschaft mit den Periscelidea beweisen kann. Abgeleitete Merkmale, die einen solchen Beweis liefern könnten, sind bisher nicht bekannt. Die Mundöffnung ist offenbar nicht vergrößert. Über die Frontorbitalborsten (*ors*) gibt Malloch an: „orbitals in two pairs, both recurved, anterior not half as long as posterior . . .“ Ich habe mir aber in Ottawa notiert, daß in Wirklichkeit 4 *ors* vorhanden sind. Allerdings sind die beiden vorderen so kurz und fein, daß sie leicht übersehen werden können (besonders die vorderste). In diesem Merkmal ist *Melanthomyza* anscheinend etwas ursprünglicher als alle r e z e n t e n Periscelidea, die niemals mehr als 2 *ors* besitzen.

Vielleicht gibt es einige schwache Indizien für die Zugehörigkeit von *Melanthomyza* zu den Anthomyzidea. Malloch schreibt: „face narrowed above, with a shallow depression in centre of lower margin.“ Möglicherweise könnte das die erste Vorstufe der beginnenden membranösen Aufweichung der Praefrons sein. Bei den Periscelidea scheint der Unterrand der Praefrons immer scharf begrenzt zu sein. *Melanthomyza* hat eine deutliche Costabruchstelle und (nach meinen Notizen aus Ottawa) nur 2 Spermatheken. Wenigstens das zuletzt genannte Merkmal kommt, soweit bekannt, auch bei allen anderen Anthomyzidea vor, während zum Grundplan der Periscelidea 3 Spermatheken gehören. Allerdings ist die Reduktion von 3 auf 2 Spermatheken bei den Schizophora so häufig erfolgt (z. B. auch bei einigen Periscelidea), daß man auf dieses Merkmal allein keinen Wert legen kann.

Ähnlich schwer zu beurteilen sind die 3 meiner Ansicht nach nahe miteinander verwandten Gattungen *Gayomyia, Schizostomyia* und *Paraleucopis.* Malloch beschrieb *Gayomyia* als „genus of doubtfull location“ im Anhang an die *Pallopteridae, Schizostomyia* bei den Psilidae, und *Paraleucopis* wurde früher zu den Chamaemyiidae gestellt (siehe J. F. McAlpine 1963 und in Stone et alii 1965). Allerdings machte mich Dr. McAlpine darauf aufmerksam, daß er an der Zugehörigkeit von *Paraleucopis* zu den Chamaemyiidae zweifelt.

Bei *Gayomyia* (Abb. 42) und *Schizostomyia* (Fig. 69 bei Malloch 1934) ist die Praefrons in der Mitte nahtartig geteilt und in der Mitte des Unterrandes leicht eingeschnitten. Ob es sich dabei um eine wirkliche Unterbrechung der Sklerotisierung handelt, könnte nur eine Untersuchung mikroskopischer Praeparate zeigen. Für *Paraleucopis* habe ich mir in Ottawa notiert, das Gesicht sei „hoch ausgeschnitten“. Vielleicht kann man hierin eine Vorstufe der für die Anthomyzidea charakteristischen membranösen Aufweichung der mittleren Praefrons sehen. Bei *Paraleucopis* sind 2 deutliche *pa* vorhanden, während bei einer nahestehenden neuen Gattung („Genus nr. *Paraleucopis*“ aus Chile im Entomology Research Institute, Ottawa) ebenso wie bei *Gayomyia* und *Schizostomyia* die hintere *pa* fehlt wie bei den meisten Anthomyzidea und (allen?) Periscelidea. Die Beborstung des Kopfes ist stark reduziert. Bei *Paraleucopis* und *Gayomyia* sind 2 schwache *ors* vorhanden, bei der neuen Gattung aus Chile nur 1 *ors.* Bei *Schizostomyia* fehlen deutlich entwickelte *ors.* Schwach entwickelte divergierende *pvt* habe ich nur bei *Paraleucopis* und einer Art

der Gattung *Gayomyia* finden können. Sklerotisierte Spermatheken fehlen bei *Gayomyia* und *Schizostomyia*, während bei *Paraleucopis* 2 vorhanden sind. Das Fehlen der Spermatheken könnte auf die Psilidae hinweisen, zu denen *Schizostomyia* von Malloch gestellt wurde. Aber bei beiden Gattungen sind 2 Notopleuralborsten vorhanden (bei *Schizostomyia* die hintere kurz), während bei allen Psilidae nur die hintere *n* erhalten ist.

Bei *Schizostomyia* und der neuen, *Paraleucopis* nahestehenden Gattung ist eine verhältnismäßig deutliche Costabruchstelle vorhanden, die aber eigentlich nur aus einer schwachen Aufhellung besteht. Bei *Gayomyia* (Abb. 44) kann man im Zweifel sein, ob man von einer solchen Aufhellung überhaupt sprechen darf, und bei *Paraleucopis* scheinen sich die Arten in diesem Merkmal etwas voneinander zu unterscheiden. Der Flügel ist bei *Gayomyia* und *Schizostomyia* an der Basis schmal, mit schwach aber immerhin deutlich ausgeprägter Alula. Bei *Paraleucopis* und der ihr nahestehenden neuen Gattung ist der Analwinkel des Flügels deutlich und die Alula groß. Die Analader verläuft bei der neuen Gattung bogenförmig und erreicht als Falte den Hinterrand des Flügels.

Von Bedeutung ist vielleicht auch die Tatsache, daß der Metatarsus der Vorderbeine bei einigen Männchen (*Paraleucopis* und bei der neuen, ihr nahestehenden Gattung) verdickt ist wie bei manchen Anthomyzidae (und allerdings auch Camillidae: Drosophiloidea).

Interessant ist, daß *Paraleucopis* (nach einer Notiz aus Ottawa) aus Vogelnestern gezogen wurde („reared from birds nests"). Diese Lebensweise kommt auch bei verschiedenen Anthomyzidea vor.

Aus alledem geht hervor, daß die Anthomyzoidea als monophyletische Gruppe bisher durchaus noch nicht hinreichend begründet sind. Das liegt aber vor allem daran, daß die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe bei mehreren Gattungen noch unsicher ist. Die Seltenheit dieser fraglichen Formen läßt ihre genaue Untersuchung vorläufig nicht zu.

Über die Merkmale hinaus, die oben zur Begründung der Annahme angeführt wurden, daß die Anthomyzoidea eine monophyletische Gruppe sind, könnte noch auf die charakteristischen Hakenfühler hingewiesen werden, die anscheinend nur in dieser Gruppe auftreten (siehe S. 11—12). Weitere Merkmale sind die konkave „Aushöhlung" des oberen Hinterkopfes und (bei den meisten) die geringe Körpergröße. Ob diese Merkmale tatsächlich dem Grundplan der Anthomyzoidea zugeschrieben werden können, müßte noch sorgfältig untersucht werden. Für die Fühler konnte oben gezeigt werden, daß es durchaus möglich ist, die Entstehung abweichender Formen aus Hakenfühlern anzunehmen. Ob das in allen Fällen gilt, ist aber noch unsicher.

Die fossilen Anthomyzoidea

Aus dem Baltischen Bernstein sind bis jetzt 8 oder 9 Arten bekannt, die mit Sicherheit zu den Anthomyzoidea gehören (Hennig 1969a). Die Familienzugehörigkeit dieser Fossilien ist aber revisionsbedürftig, da mir zu der Zeit, als ich sie beschrieb, die rezenten Anthomyzoidea noch nicht hinreichend bekannt waren. Viele Einzelfragen lassen sich auch heute noch nicht beantworten. Voraussetzungen dafür wären moderne, auf einer sehr sorgfältigen Merkmalsanalyse aufgebaute Monographien der einzelnen Familien, und solche liegen bisher noch nicht vor. Unbestreitbar bleibt die Zuordnung der beiden Arten der Gattung *Electroclusiodes* (*meunieri* und *radiospinosa*) zu den Clusiidae. Die Frage nach der möglichen Zugehörigkeit der fossilen

Gattung zu einer bestimmten Teilgruppe der Clusiidae bleibt offen. [Einiges in meinen früheren Überlegungen wird dadurch hinfällig, daß eine Costabruchstelle offenbar zum Grundplan der Familie gehört (D. K. McAlpine 1960), eine Tatsache, die ich übersehen hatte.]

Die Möglichkeit, daß auch *Xenanthomyza larssoni* zu den Clusiidae gehört, muß im Auge behalten werden. Auffällig ist die Übereinstimmung, die zwischen *Xenanthomyza* (Abb. 26 bei Hennig (1967) und der Clusiidengattung *Allometopon* (Abb. 20 bei D. K. McAlpine 1960) in der Form des 3. Fühlergliedes besteht.

Unbestreitbar bleibt weiterhin auch die Zugehörigkeit von *Succinasteia* zu den Asteiidae (Hennig 1969 a) und die von *Protaulacigaster* zu den Aulacigastridae (Hennig 1965 b).

Die genauere Stellung von *Protaulacigaster* im System der Aulacigastridae läßt sich schwer feststellen. *Stenomicra* läßt sich von *Protaulacigaster* nicht ableiten, da dieser Gattung die *pvt* fehlen, die bei *Stenomicra* noch vorhanden sind. Im Vorhandensein von deutlichen Ozellarborsten (*oc*) ist *Protaulacigaster* etwas ursprünglicher als alle bekannten rezenten Aulacigastridae (einschließlich *Stenomicra*), ebenso anscheinend im Fehlen der Costabruchstelle, im getrennten Verlauf von *sc* und r_1 und in der vollständigen Ausbildung der *sc*. In der Stellung der Fühler und im Vorhandensein einer Basalquerader stimmt *Protaulacigaster* recht gut mit den rezenten Gattungen *Cyamops* und *Planinasus* überein. Beides sind wahrscheinlich ursprüngliche Merkmale. Mit der einzigen heute paläarktischen Gattung *Aulacigaster* ist *Protaulacigaster* sicherlich nicht näher verwandt.

Die Familie macht in ihrer heutigen Verbreitung und in ihrer Merkmalsverteilung den Eindruck einer Reliktgruppe, die sicher auch nur erst unvollständig bekannt ist. Wir müssen wohl annehmen, daß sie früher auch auf den Nordkontinenten reicher vertreten war als heute, und *Protaulacigaster* spricht entschieden dafür, daß dies noch für das ältere Tertiär galt.

Noch schwieriger zu beurteilen ist *Anthoclusia* (mit den beiden Arten *gephyrea* und *remotinervis*). Die Gattung gehört sicher nicht zu den Anthomyzidae, wie ich früher annahm; denn sie besitzt eine große „Mundöffnung" und eine gewölbte, gleichmäßig sklerotisierte Praefrons. Von den rezenten Periscelidea, mit denen sie in diesen Merkmalen übereinstimmt, unterscheidet sie sich durch den Besitz von 4 kräftig entwickelten *ors*. Die rezenten Periscelidae besitzen dagegen höchstens 2 *ors*. Auch von den rezenten Anthomyzidea besitzen 4 so kräftig entwickelte *ors* nur die Clusiidae. Die Clusiidae und das Vorhandensein von 4 (z. T. allerdings sehr reduzierten) *ors* bei der Anthomyzidengattung *Amygdalops* sprechen dafür, daß eine so vollständige Garnitur von Frontorbitalborsten tatsächlich zum Grundplan der Anthomyzoidea gehört. Dann ist es aber wahrscheinlich, daß die volle Garnitur auch noch bei der Stammgruppe der Periscelidea vorhanden war. Eine andere Stellung als die in dieser Stammgruppe kann man der Gattung *Anthoclusia* schwerlich zuweisen. Da mit *Protaulacigaster* und *Succinasteia* schon Teilgruppen der Periscelidea im Baltischen Bernstein sicher nachgewiesen sind, kann *Anthoclusia* nur als überlebender Seitenzweig aus der Stammgruppe angesehen werden. Interessant ist die ausgesprochene Hakenform der Fühler. Vielleicht spricht ihr Vorkommen bei *Anthoclusia* dafür, daß diese tatsächlich zum Grundplan mindestens der Periscelidea, wenn nicht der gesamten Anthomyzoidea gehören, wie oben angenommen wurde. Ob das auch für die Costabruchstelle gilt, ist schwer zu beurteilen. Zu der Annahme, daß die Costabruchstelle

bei den Anthomyzoidea überall dort, wo sie fehlt, sekundär geschlossen wurde, wollen *Protaulacigaster* und *Protanthomyza* nicht recht passen.

Um ganz konsequent zu sein, müßte man für *Anthoclusia* eine neue Familie einrichten, da Verwandtschaftsbeziehungen zu keiner einzelnen rezenten Familie nachzuweisen sind.

Für die Annahme, daß die Acartophthalmidae mit *Acartophthalmites tertiaria* und die Chyromyidae mit *Gephyromyiella electrica* im Baltischen Bernstein vertreten sind, kann ich keine zusätzlichen Gründe beibringen.

Unsicher bleibt die Beurteilung von *Protanthomyza collarti*. Hier ist das Fehlen von Angaben über den Bau der Praefrons besonders bedauerlich. Anhaltspunkte für die Annahme, daß diese Gattung zu den Periscelidea gehören könnte, gibt es nicht. Im Besitz von 3 Frontorbitalborsten (*ors*) stimmt *Protanthomyza* mit den meisten Anthomyzidae überein, und für diese Familie könnten auch die leicht konvergierenden *pvt* sowie der Dorn am Vorderschenkel des Männchens sprechen. Die nur schwach ausgebildete Alula und der verhältnismäßig schmale Anallappen des Flügels deuten in die gleiche Richtung. Gegen eine Zugehörigkeit zu den Anthomyzidae spricht aber der getrennte Verlauf von *sc* und r_1 und vielleicht auch die Fühlerbildung.

Ein relativ ursprüngliches, bei den rezenten Anthomyzoidea selten erhaltenes Merkmal sind die beiden wohl entwickelten Postalarborsten (*pa*). Sie müssen zum Grundplan der Anthomyzidea gehören, denn bei den Opomyzidae z. B. sind sie erhalten. Aber allein dieses Merkmal schließt die Möglichkeit aus, *Protanthomyza* in die Familie *Anthomyzidae* einzuschließen. Die Gattung könnte aber sehr wohl in die Stammgruppe der Familie gehören. Das Vorkommen einiger Gattungen, die vielleicht mit den Anthomyzidae verwandt sind, aber nicht in diese Familie gehören, im südlichen Südamerika mahnt zur Vorsicht. Wir müssen auch damit rechnen, daß weitere Formen in anderen Gebieten gefunden werden. Ehe die heute noch in vieler Beziehung rätselhaften Gattungen nicht besser untersucht und die zwischen den rezenten Teilgruppen der Anthomyzidea bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen aufgeklärt sind, wird sich die phylogenetische Stellung von *Protanthomyza* schwerlich beurteilen lassen. Dazu wird später aber auch eine Neuuntersuchung einiger Merkmale (z. B. der Praefrons und der Fühlerbildung) notwendig sein.

7 b. Agromyzoidea

Zur Begründung der Annahme, daß die beiden Familien Agromyzidae und Odiniidae nahe miteinander verwandt und möglicherweise Schwestergruppen sind, kann ich über das bereits 1958 Gesagte hinaus nichts Neues beibringen. Bei beiden Familien ist die Praefrons gleichmäßig sklerotisiert, in der Mitte nicht membranös aufgeweicht und auch nicht konvex gewölbt wie bei den Periscelidea. Das sind aber alles ursprüngliche Merkmale, die eine nahe Verwandtschaft der Odiniidae und Agromyzidae nicht beweisen können. In beiden Fällen treten tiefe durch einen schmalen Mittelkiel getrennte Fühlergruben auf. Sie gehören aber nicht zum Grundplan der Gruppe. Für die Annahme, daß die Agromyzidae und Odiniidae Schwestergruppen sind, hat sich auch SPENCER (1969) aufgrund des männlichen Kopulationsapparates ausgesprochen.

Ich halte es für besonders wünschenswert, bei zukünftigen Untersuchungen die Möglichkeit einer näheren Verwandtschaft der Agromyzoidea mit den Chloropoidea (Milichiidae + Chloropidae) und mit den Anthomyzoidea besonders im Auge zu behalten.

Zur systematischen Gliederung der Odiniidae habe ich mich vor kurzem (1969b) ausführlich geäußert.

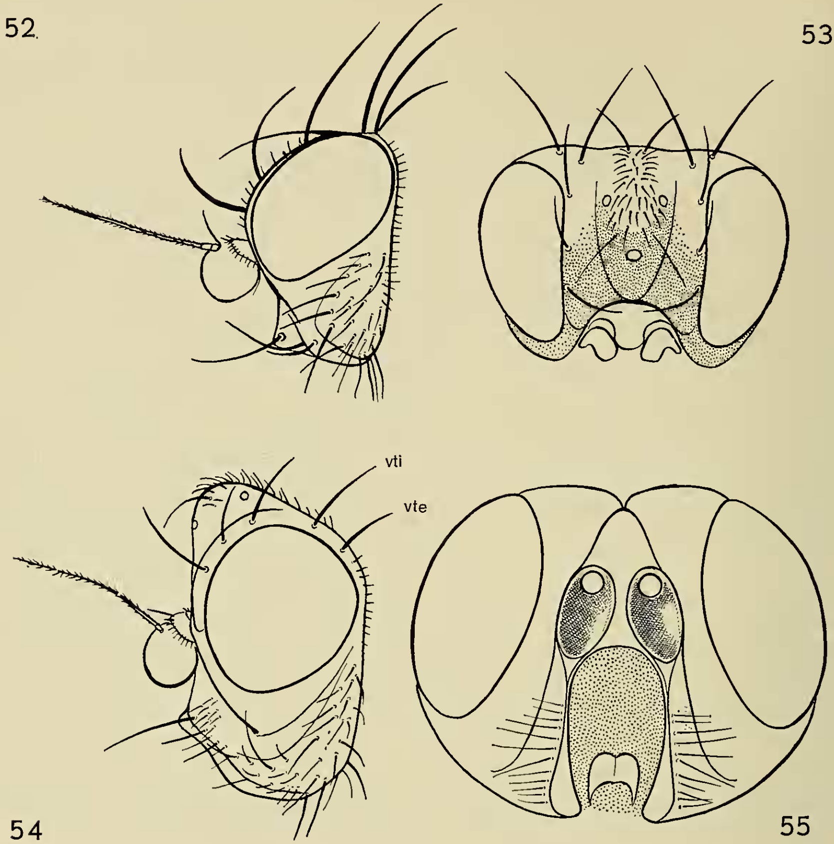


Abb. 52—55. Kopf von *Odinia meijerei* Collin (52; Odiniidae, Profil), *Traginops irrorata* Coquillett (53: Frontalansicht, 54: Profil; Odiniidae) und *Selachops bicolor* Loew (55: Praefrons; Agromyzidae).

7 c./8. Familien mit noch ganz ungeklärten Verwandtschaftsbeziehungen

Nach Ausschaltung der Anthomyzoidea und Agromyzoidea bleibt ein Rest von Familien, deren Verwandtschaftsbeziehungen noch fast völlig undurchsichtig sind. Dazu gehören auch einige Familien, die ich früher in einer „Überfamilie Milichioidea“ zusammengefaßt habe. Nachdem nun aber ziemlich sicher festzustehen scheint, daß die Milichiidae mit den Chloropidae am nächsten verwandt sind (siehe Chloropoidea, S. 57), kann diese Gruppenbildung nicht mehr aufrecht erhalten bleiben, jedenfalls nicht unter dem Namen Milichioidea.

Von den Familien, die ich früher (1958) zu den Milichioidea gestellt habe, möchte Speight (1969) die Braulidae, Canacidae und Tethinidae zusammen mit den Chloropidae zu den Drosophiloidea stellen, ohne freilich dafür wirklich stichhaltige Gründe anzugeben. Die Drosophiloidea sind aber eine so gut begründete monophyletische

Gruppe (siehe S. 56), daß die Hereinnahme anderer Familien als derjenigen, die ich schon 1958 zu ihnen gestellt habe, mit großer Wahrscheinlichkeit als falsch bezeichnet werden kann. Die einzige Familie, bei der ich die Möglichkeit einer näheren Verwandtschaft (auch nach dem Bau der Praefrons, der Fühler und des Rüssels) nicht völlig ausschließen möchte, sind die Canacidae. Aber diese Familie besitzt keines der charakteristischen abgeleiteten Grundplanmerkmale der Drosophiloidea, so daß allenfalls ein Schwestergruppenverhältnis angenommen werden könnte. Auch STURTEVANT (1925/26) findet bei den Canacidae nicht die für die Diastatidae und Ephydridae charakteristischen Besonderheiten des weiblichen Geschlechtsapparates und eine nähere Verwandtschaft mit den Drosophilidea (siehe S. 56) wird durch den Bau der Fühler wohl sicher ausgeschlossen.

Höchst unwahrscheinlich erscheint mir, nach dem Bau der Fühler, eine nähere Verwandtschaft zwischen den Drosophiloidea und den Tethinidae. Für nicht völlig ausgeschlossen möchte ich Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Tethinidae und Chloropoidea ansehen. Ebensogut halte ich es aber für möglich, daß die Tethinidae mit den Anthomyzoidea näher verwandt sind.

Bei den Sphaeroceridae vermutet SPEIGHT (1969) „closer association with Heleomyzidae/Trixoscelidae or Anthomyzidae". Mit den Anthomyzidae sind sie aber sicher nicht näher verwandt. Auf die große Übereinstimmung, die zwischen den Sphaeroceridae und Milichiidae im Bau der Fühler besteht, habe ich schon hingewiesen (S. 13), und ebenso auf die Fühlerbildung der Cryptochetidae, die eine nähere Verwandtschaft dieser Familie mit den Drosophiloidea wohl sicher ausschließt[1]).

Ganz ungeklärt bleiben weiterhin die Verwandtschaftsbeziehungen der Fergusoninidae.

Alle weiteren Versuche, die systematische Stellung der genannten Familien aufzuklären, müssen vorläufig daran scheitern, daß die Heleomyzidae im weitesten Sinne (d. h. mit Einschluß der Trixoscelidae und Rhinotoridae, deren Berechtigung als besondere Familien zu gelten, ich nicht bestreiten will) bisher noch nicht sorgfältig durchgearbeitet sind. Schon eine flüchtige Überschau zeigt, daß die unter dem Namen Heleomyzidae zusammengefaßten Gattungen große Unterschiede in allen Merkmalen zeigen, die sich bisher als wichtig bei der Beurteilung von Verwandtschaftsbeziehungen erwiesen haben, mit Ausnahme vielleicht der stets konvergierenden *pvt* und der stets vorhandenen Vibrissen und der Costabruchstelle an der Mündung von *sc*.

Wenn im folgenden für einige bisher umstrittene Gattungen festgestellt wird, daß sie zu den „Heleomyzidae" gehören, so bedeutet das nichts anderes, als daß ihre nächsten Verwandten meiner Ansicht nach unter den Gattungen zu suchen sind, die bisher unbestritten zu den Heleomyzidae gestellt werden. Dasselbe gilt für die Gattung *Cinderella*, mit der ich mich in anderem Zusammenhange beschäftigt habe (HENNIG 1969 b).

Herrn Dr. W. HACKMAN (Helsinki) verdanke ich die Möglichkeit, einen der Typen von *Chiropteromyza wegelii* Frey (♂ Nr. 8197; wahrscheinlich das in der Originalbeschreibung irrtümlich als Nr. 8137 bezeichnete Tier) zu untersuchen und einige Ergänzungen zu FREY's Beschreibung zu geben. Bei dem vorliegenden Männchen kann die Bestäubung des Thorax durchaus als dicht bezeichnet werden. FREY's Angaben

---

[1]) Siehe dazu den Nachtrag S. 72—73.

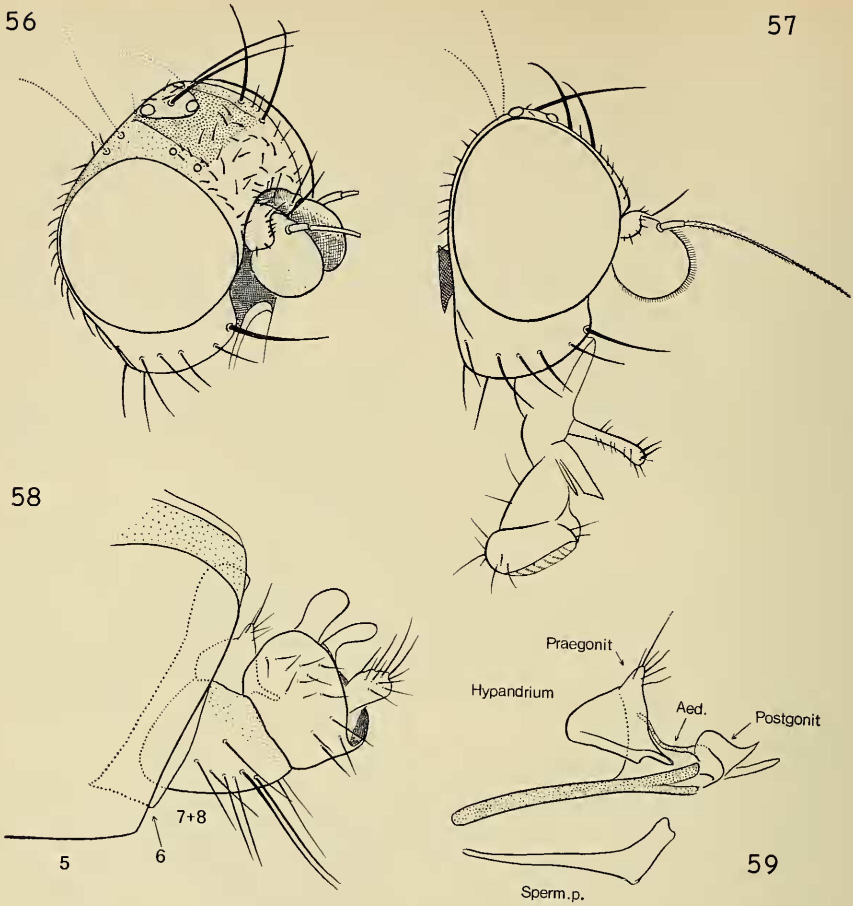


Abb. 56—59. *Chiropteromyza wegelii* Frey (56 und 57: Kopf; 58: Endsegmente des männlichen Abdomens; 59: innerer Kopulationsapparat des Männchens). Kopfborsten durch einen Unfall abgebrochen und nachträglich eingezeichnet.

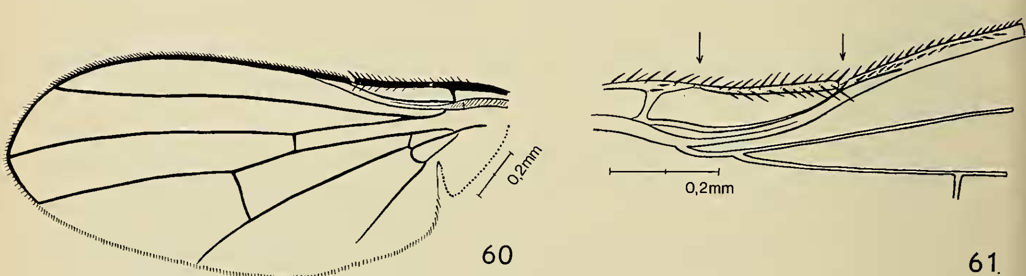
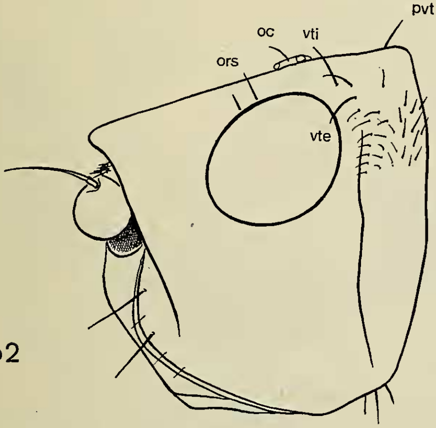


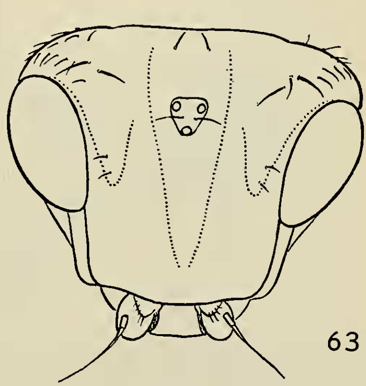
Abb. 60—61. Flügel und vorderer Teil der Flügelbasis von *Chiropteromyza wegelii* Frey.

über die glänzend schwarze Körperfärbung und die schwache Bestäubung sind daher vielleicht etwas irreführend. Auf dem Thorax sind eine wohlentwickelte Propleuralborste und 1 Stigmatikalborste, sowie 1 *sa* und 2 wohlentwickelte *pa* vorhanden. Im Flügel verschmelzen *sc* und r_1 vor der Mündung miteinander, so daß im Endabschnitt beide Adern nicht voneinander zu unterscheiden sind (Abb. 60, 61). Am wichtigsten ist vielleicht die Feststellung, daß im Postabdomen nicht nur 1 praehypopygialer Segmentkomplex vorhanden ist, wie das nach FREY's Abbildungen scheinen könnte. Vielmehr ist das 6. Tergit vom 7. + 8. deutlich getrennt (Abb. 58). Der „innere Kopulationsapparat" (Abb. 59) ist stark reduziert. Die Fühler (mit ausgesprochen scheibenförmigem 3. Glied, Abb. 57) konnte ich nur in situ untersuchen, und auf den Bau der Praefrons habe ich leider nicht geachtet. FREY (1952) sah in *Chiropteromyza* den Vertreter einer besonderen Familie Chiropteromyzidae. Solange man aber *Cinderella* und andere Gattungen bei den Heleomyzidae beläßt, sehe ich keinen Grund, *Chiropteromyza* von dieser Familie zu trennen. Zu den Pseudopomyzidae gehört die Gattung zweifellos nicht, und es besteht auch kein Grund für die Annahme, daß sie zu den Anthomyzoidea gehören könnte.

Die Gattung *Dichromyia* kenne ich in beiden Geschlechtern aus der Sammlung des Entomology Research Institute, Ottawa. MALLOCH (1933) führte diese eigenartige Gattung in der „Tribus Pterocallini" an mit der Bemerkung: „The tribal association of this genus is not very clear and it is merely given to place the occurence of the species on record here." Diese Bemerkung läßt vermuten, daß MALLOCH wenigstens die Zugehörigkeit von *Dichromyia* zur Familie „Otitidae (Ortalidae)" nicht anzweifeln wollte. Aber zu den Otitoidea gehört *Dichromyia* ganz sicher nicht. Sie besitzt keines der charakteristischen abgeleiteten Grundplanmerkmale dieser Überfamilie. HENDEL (1908) sprach sich für die Annahme aus, daß *Dichromyia* mit *Orygma* am nächsten verwandt sei. Aber auch das läßt sich nicht begründen. Nicht nur von *Orygma*, sondern von der gesamten Sepsiden-Gruppe unterscheidet sich *Dichromyia* durch eine Reihe von Merkmalen: Die Costa ist vor der Mündung von *sc* deutlich unterbrochen, und die Mündungen von *sc* und r_1 sind nicht weit voneinander entfernt (Abb. 64, 65). Die charakteristische Börstchengruppe am Metathorakalstigma fehlt. Im männlichen Kopulationsapparat (Abb. 68—70) sind die Surstyli nicht fest und



62



63

Abb. 62—63. Kopf (Profil und Stirnansicht) von *Dichromyia sanguiniceps* Wiedemann.

unbeweglich mit dem Epandrium verbunden, und beim Weibchen sind nicht 2, sondern 3 Spermatheken vorhanden. Bei der Präparation des Weibchens, dessen Legrohr in Abb. 66, 67 dargestellt ist, fand sich eine große Zahl von Larven des 1. Stadiums. Die Art ist also wahrscheinlich vivipar bzw. ovovivipar.

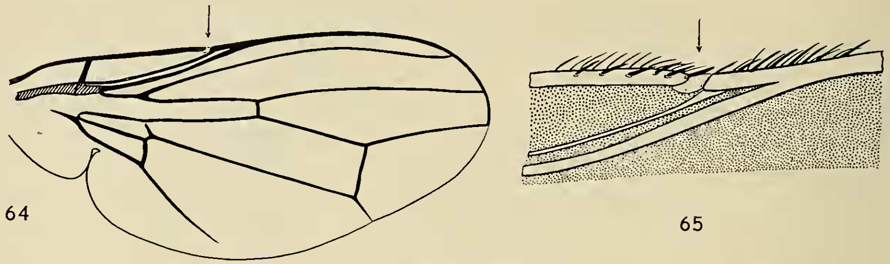


Abb. 64—65. Flügel (64) und Umgebung der Costabruchstelle des Flügels (65) von *Dichromyia sanguiniceps* Wiedemann. Der Pfeil in Abb. 64 weist auf die einzige vorhandene Costabruchstelle hin.

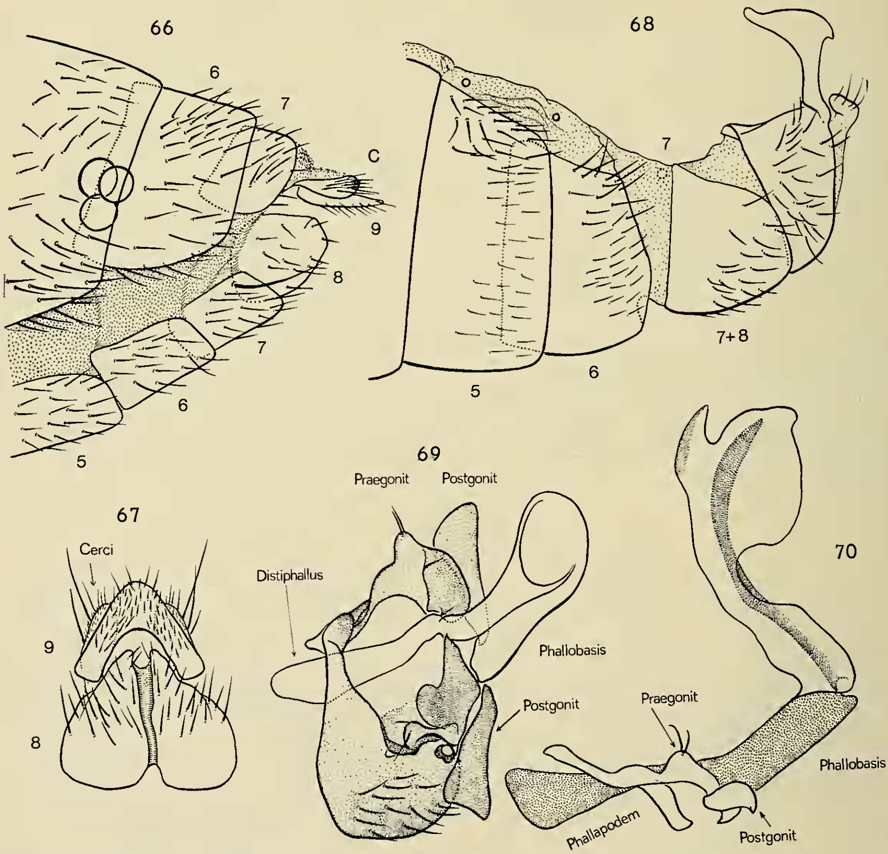


Abb. 66—70. *Dichromyia sanguiniceps* Wiedemann: Endsegmente des weiblichen Abdomens, lateral (66), Endabschnitt des weiblichen Legrohres ventral (67), Endsegmente des männlichen Abdomens (68), Hypopygium mit innerem Kopulationsapparat (69) und innerer Kopulationsapparat des Männchens isoliert (70). Phallobasis = Basiphallus. C in Abb. 66 = Cerci.

Alle diese Unterschiede schließen die Zugehörigkeit von *Dichromyia* zur Sepsidengruppe so gut wie sicher aus. Andererseits gibt es bei *Dichromyia* kein einziges charakteristisches abgeleitetes Merkmal, das für die Zugehörigkeit der Gattung zu irgendeiner anderen Überfamilie der Acalyptratae sprechen könnte. Die abgeleiteten Merkmale, die sie mit den Heleomyzidae teilt, können eine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe schon deshalb nicht beweisen, weil sich die Monophylie der Heleomyzidae selbst bisher nicht sicher begründen läßt. Die Einordnung der Gattung *Dichromyia* in die Familie *Heleomyzidae* ist die einzige Lösung, gegen die bis jetzt keine Gegengründe beigebracht werden können, und die daher gelten muß, bis vielleicht eine bessere gefunden werden kann.

Die Möglichkeit zur Untersuchung von *Apetaenus litoralis* Eaton verdanke ich Monsieur L. Matile (Paris). Séguy (1940) stellte die Gattung zu den Coelopidae, und auch Hardy (1962) führt sie noch in dieser Familie an, obwohl ich schon 1958

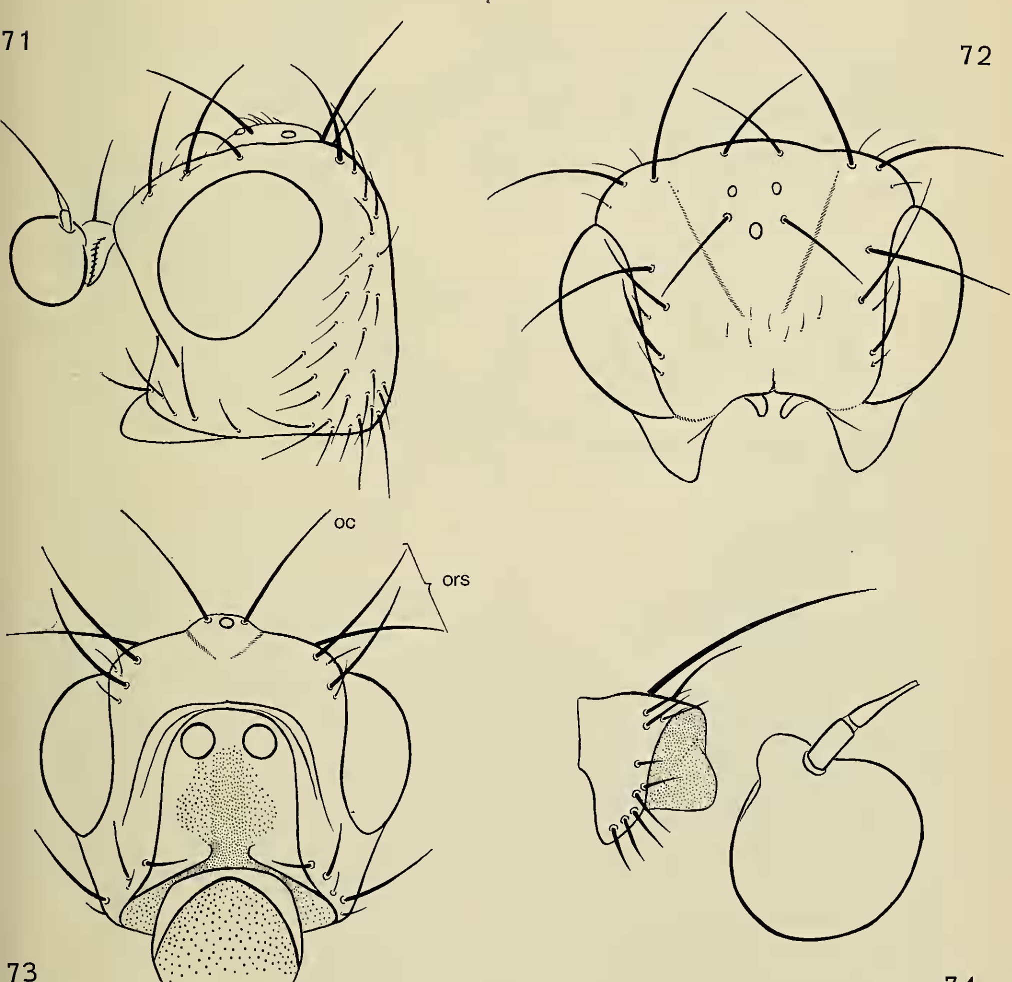


Abb. 71—74. Männchen von *Apetaenus litoralis* Eaton: Kopf im Profil (71), Stirnansicht (72) und Praefrons (73); 2. und 3. Fühlerglied (74).

auf die Merkmale hingewiesen habe, die entschieden gegen die Zugehörigkeit der Gattungen *Apetaenus* und *Listriomastax* zu den Coelopidae sprechen. Wie *Listriomastax litorea* hat auch *Apetaenus litoralis* nur 2 Spermatheken.

Als einziger Unterschied zwischen den Gattungen *Apetaenus* und *Listriomastax*, die schon Seéguy (1940) mit Recht für nahe verwandt hielt, galt bisher die Ausbildung der Flügel (normal bei *Listriomastax*, rudimentär bei *Apetaenus*). Nachdem nun Séguy (1965) nachgewiesen hat, daß auch bei *Listriomastax litorea* mikroptere Individuen neben brachypteren und makropteren vorkommen, ist der einzige Grund zur Trennung der Gattungen weggefallen. Zweifellos bilden die 3 Arten (*litoralis* Eaton, *litorea* Enderlein und *watsoni* Hardy) der Gattung *Apetaenus* (Syn. *Listriomastax*) auf den subantarktischen Inseln eine monophyletische Gruppe, deren Schwestergruppe im südlichen Südamerika oder in Australien-Neuseeland zu suchen sein dürfte. Da die Abbildungen, die Séguy (1940) von *Apetaenus litoralis* gab, einige

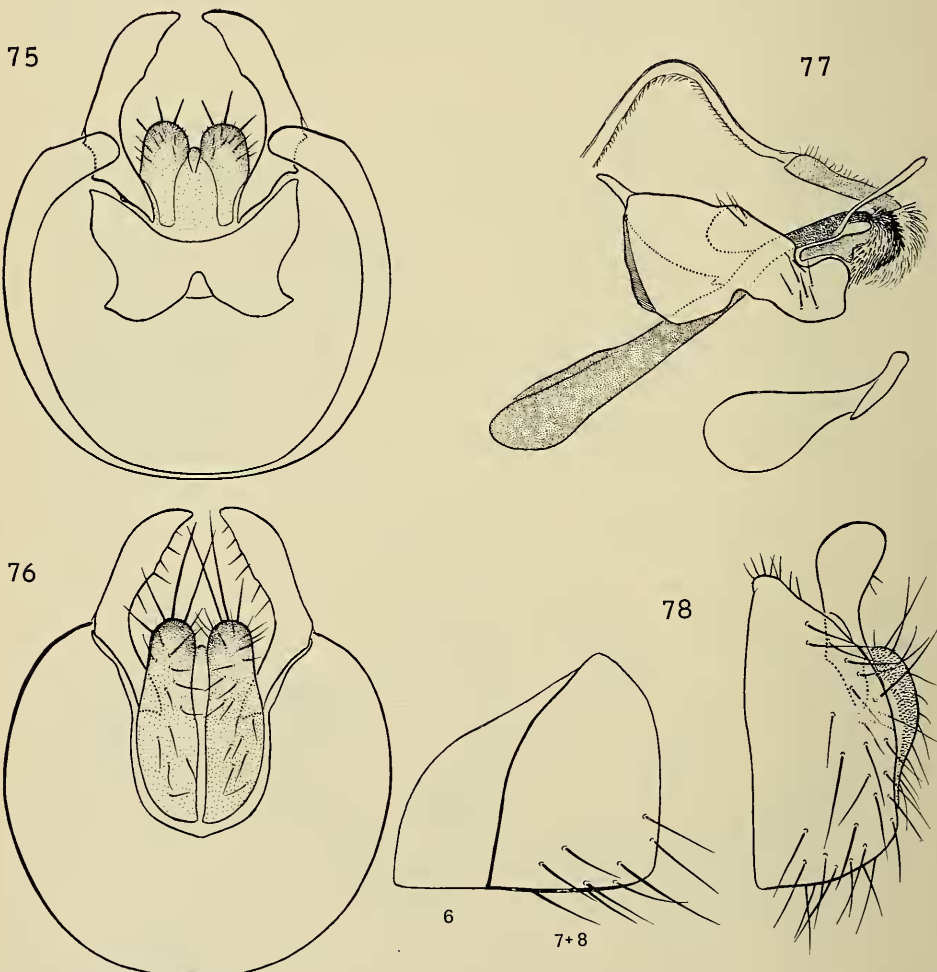


Abb. 75—78. Männchen von *Apetaenus litoralis* Eaton: Hypopygium (Ansicht von vorn = innen: 75 und von hinten = außen: 76), innerer Kopulationsapparat (77) und Postabdomen (78).

Zweifel über den Bau der Fühler (Länge des 2. Gliedes) und über die Kopfborsten aufkommen lassen, benutze ich die Gelegenheit zur Veröffentlichung einiger neuer Abbildungen.

Mir scheint, daß die europäischen Heleomyzinae mit scheibenförmigem 3. Fühlerglied und in der Mitte membranös aufgeweichter Praefrons den Kern einer monophyletischen Gruppe bilden. Bei den Suilliinae und Trixoscelinae scheint, nach wenigen Stichprobenuntersuchungen zu urteilen, das 3. Fühlerglied länger und die Praefrons gleichmäßig sklerotisiert zu sein. Mindestens bei *Spilochroa guttata* Macquart (Chile; Trixoscelinae) besitzt das 3. Fühlerglied einen deutlich ausgebildeten dorsolateralen

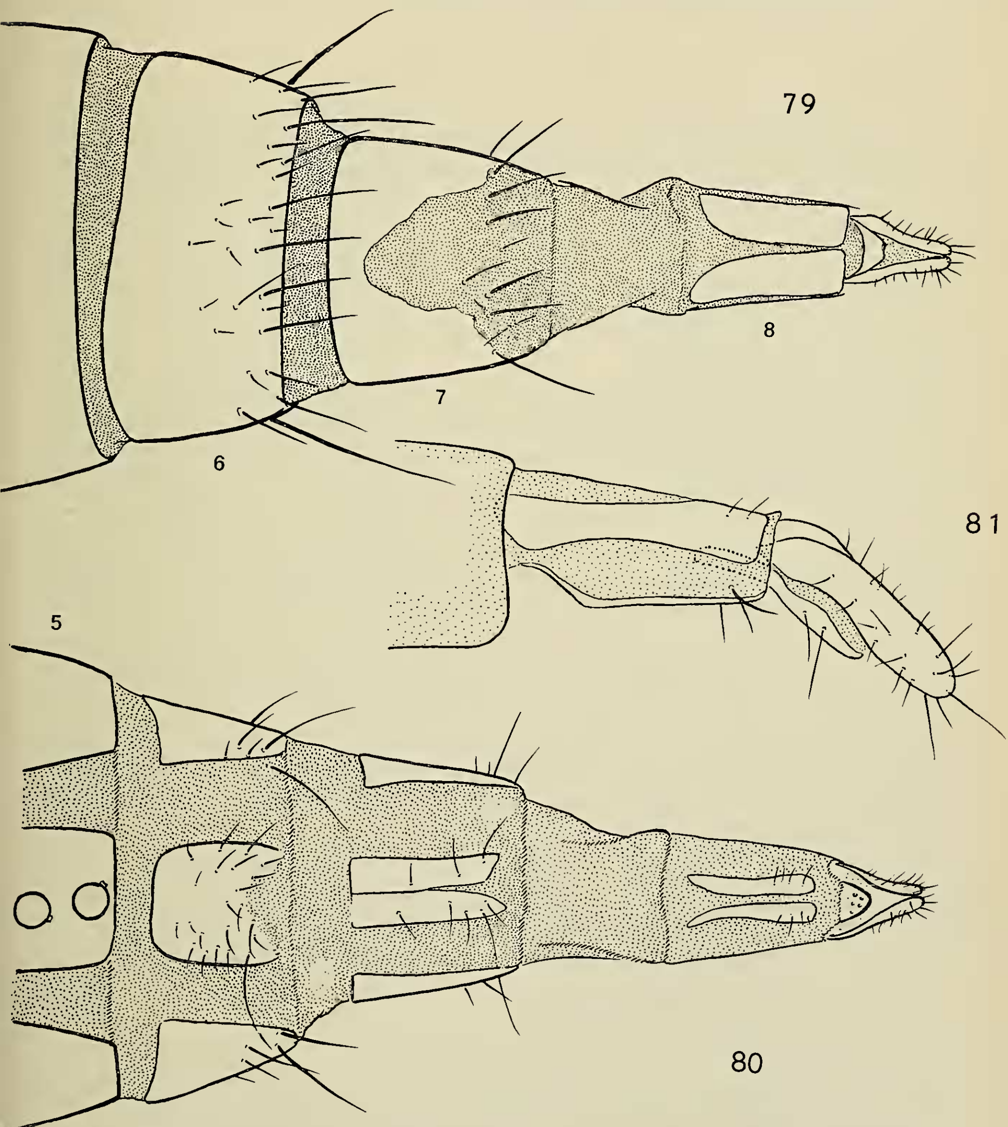


Abb. 79—81. Legrohr des Weibchens von *Apetaenus litoralis* Eaton (79: dorsal, ventral: 80 und lateral: 81).

Proximalfortsatz, der sich wenig von dem der Diastatidae und Ephydridae unterscheidet. Dieser Fortsatz ist, wenngleich etwas schwächer ausgebildet, auch bei *Apetaenus* vorhanden (Abb. 74). Dadurch unterscheidet sich diese Gattung (ebenso wie andere Heleomyzidae?) deutlich von den Sphaeroceridae und Chloropoidea. Der für alle Drosophiloidea charakteristische Längsspalt im 2. Fühlerglied ist bei den Heleomyzidae (im weiteren Sinne) wie es scheint auch nicht andeutungsweise vorhanden.

Bei künftigen Untersuchungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der „Heleomyzidae" und anderer Familien, deren Stellung bisher ungeklärt ist, wird der Bau der Fühler und der Praefrons ebenso beachtet werden müssen wie andere Merkmale (z. B. der Bau des männlichen und weiblichen Abdomens).

9. Drosophiloidea

Die Entdeckung von Besonderheiten der Fühlerbildung (siehe oben, S. 9) hat neue Möglichkeiten geschaffen, die Verwandtschaftsbeziehungen verschiedener Familien der Drosophiloidea zu beurteilen. Wie oben beschrieben, dringt bei den Drosophilidae ein ziemlich langer und schmaler Dorsolateralfortsatz des 3. Fühlergliedes in das 2. ein, das auf der Dorsalseite einen deutlichen Längsspalt besitzt. Die gleiche Fühlerbildung kommt bei den Curtonotidae und Camillidae (Abb. 8) vor. Das spricht entscheidend dafür, daß die Camillidae nicht, wie ich früher (1958) annahm, mit den Ephydridae, sondern mit den Curtonotidae und Drosophilidae am nächsten verwandt sind.

Unterstützt wird diese Annahme vielleicht dadurch, daß die proklinate Frontorbitalborste bei den Camillidae wie bei den Drosophilidae und Curtonotidae vor den beiden reklinaten steht, nicht wie bei den Diastatidae und Ephydridae zwischen diesen und dem Augenrande. Gerade wenn man meine Vorstellungen (1958) von der Deutung der Frontorbitalborsten bei den Drosophiloidea für richtig hielt, mußte man bisher eine konvergente Entwicklung bei den Camillidae und Drosophilidae-Curtonotidae annehmen. Das ist nun nicht mehr nötig. Allerdings ist man jetzt gezwungen, konvergenten Verlust der Analader bei den Camillidae und Ephydridae anzunehmen.

Für die Diastatidae (untersucht wurde allerdings nur die Gattung *Diastata*) und Ephydridae hat STURTEVANT (1925/26) charakteristische Übereinstimmungen in zweifellos abgeleiteten Merkmalen des weiblichen Geschlechtsapparates gefunden. Bei beiden Familien sind keine sklerotisierten Spermatheken vorhanden. Die beiden Spermathekengänge sind lang und fein und gemeinsam zu einer Spule aufgewickelt. Als Spermareservoir dient bei beiden Familien das stark sklerotisierte ventrale Receptaculum, eine taschenförmige Ausstülpung der Vagina.

Danach kann man bei den Drosophiloidea wohl 2 Schwestergruppen unterscheiden, von denen die eine (Ephydridea, mit den Familien Diastatidae und Ephydridae) durch den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane, die andere (Drosophilidea, mit den Familien Camillidae, Curtonotidae und Drosophilidae) durch die charakteristische Verbindung zwischen dem 2. und 3. Fühlerglied als monophyletische Gruppe begründet ist.

Wichtig scheint mir, noch einmal ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß auch die Fühlerbildung entscheidend gegen die früher oft vertretene Annahme spricht, daß mit den Drosophilidae auch die Periscelidae, Asteiidae und Aulacigastridae nahe verwandt sind. Die Entwicklung der Fühler ist bei diesen Familien einen ganz anderen Weg gegangen als bei den Drosophiloidea (siehe oben, S. 11).

10. Chloropoidea

In meiner früheren Arbeit (1958) stellte ich die Chloropidae in eine eigene Überfamilie „Chloropoidea", weil es mir nicht möglich schien, nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu irgendeiner anderen Familie nachzuweisen. Ich hatte damals übersehen, daß STURTEVANT (1925/26) in den männlichen Geschlechtsorganen weitgehende Übereinstimmung zwischen den Milichiidae und Chloropidae in anscheinend abgeleiteten Merkmalen gefunden hatte.

„The rudimentary seminal receptacles with long fine ducts, and the pocket-like ventral receptacle indicate that these two groups are close to each other ... In my opinion a special group („Chloropiformes"), corresponding to FREY's „Conopiformes" should be made for the reception of these two groups."

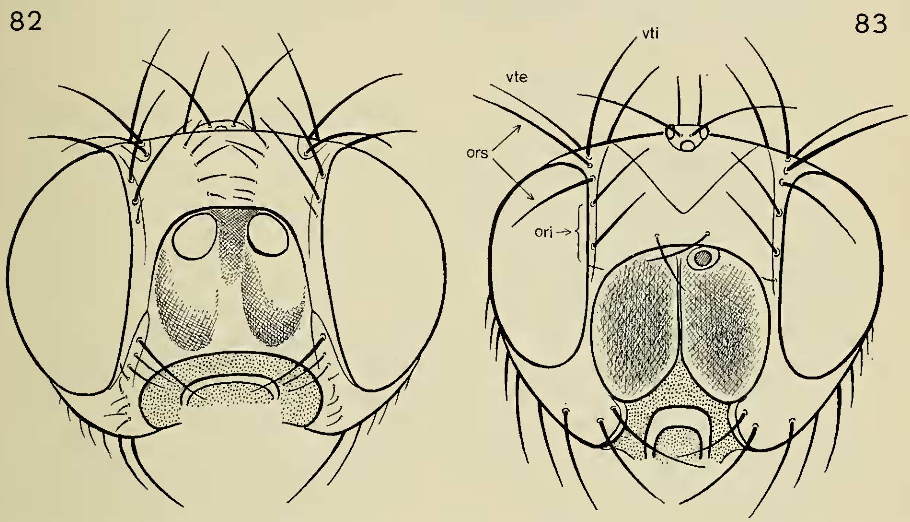


Abb. 82—83. Kopf (Praefrons) von *Milichia speciosa* Meigen (82) und *Meoneura obscurella* Fallén (83).

Für sich allein würden die von STURTEVANT angegebenen Merkmale vielleicht nicht ausreichen, um die nahe Verwandtschaft der beiden Familien zu beweisen; denn er fand z. B. auch erstaunliche Übereinstimmungen zwischen den sicher nicht näher miteinander verwandten Clusiidae und Drosophilidae. Da aber auch die anderen abgeleiteten Grundplanmerkmale nicht dagegen zu sprechen scheinen, daß die Milichiidae und Chloropidae Schwestergruppen sind, dürfte es gerechtfertigt sein, die beiden Familien unter dem Namen Chloropoidea zusammenzufassen. Vielleicht bilden diese den Kern einer weiteren monophyletischen Gruppe, zu der noch einige andere Familien gehören, deren Verwandtschaftsbeziehungen bisher ungeklärt sind. Zu den Drosophiloidea, wie SPEIGH (1969) meint, gehören die Chloropidae sicher nicht, und auch nicht die Milichiidae. Dagegen spricht schon der Bau der Fühler.

11. Calyptratae

An der Monophylie der Calyptratae ist praktisch kein Zweifel möglich, obwohl die abgeleiteten Grundplanmerkmale dieser Gruppe noch nicht wirklich klar herausgearbeitet worden sind. Das liegt vor allem daran, daß bei den abweichenden Merkmalen einiger Teilgruppen schwer zu beurteilen ist, ob es sich um relativ ursprüngliche oder abgeleitete Besonderheiten handelt.

Bei den meisten Calyptratae scheint zwischen den Cerci und Surstyli eine (für *Calliphora* bei Salzer 1968 beschriebene) Gelenkverbindung vorhanden zu sein (Abb. 84, 85, 101). „Dadurch können sich die beiden Terminalanhänge nicht unabhängig voneinander, sondern stets nur gleichzeitig sowohl parallel als auch quer zur Körperlängsachse bewegen“ (Salzer). Eine solche Gelenkverbindung ist weder von den sogenannten Aschiza noch von den Acalyptratae bekannt. Sie kommt aber auch bei den Gasterophilidae (Abb. 85) vor, die früher oft, aber sicherlich zu Unrecht, zu den Acalyptratae gestellt wurden.

Es scheint, daß eine Gelenkverbindung zwischen den Surstyli und den Cerci unter den Calyptratae nur (?) bei den Glossinidae und den Pupipara, sowie bei den Mormotomyiidae (siehe unten) fehlt. Dieser Unterschied könnte für die phylogenetisch-systematische Gliederung der Calyptratae von wesentlicher Bedeutung sein, nämlich

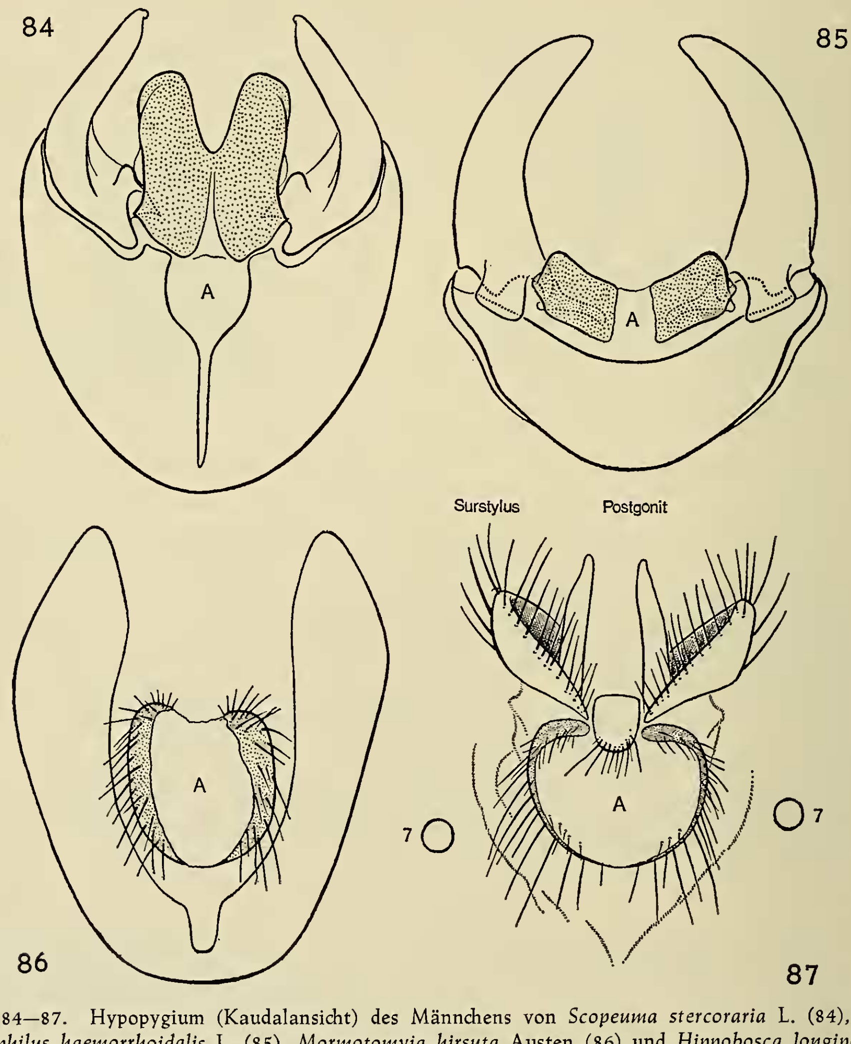


Abb. 84—87. Hypopygium (Kaudalansicht) des Männchens von *Scopeuma stercoraria* L. (84), *Gasterophilus haemorrhoidalis* L. (85), *Mormotomyia hirsuta* Austen (86) und *Hippobosca longipennis* Fabricius (87). A = Anus, 7 = 7. Abdominalstigma.

dann, wenn sich nachweisen ließe, daß die Gelenkverbindung bei den Glossinidae und Pupipara primär fehlt.

Für die Entscheidung dieser Frage sind die Glossinidae von besonderer Bedeutung. Bei ihnen sind im Bereich des Epandriums und der Analöffnung 3 Gebilde vorhanden, um deren Deutung es dabei vor allem geht. Die Identifizierung der sogenannten „Edita" mit den „Surstyli" (= Paralobi) der übrigen Schizophora dürfte nicht zweifelhaft sein, und dasselbe gilt für die allgemein als Cerci bezeichneten Gebilde (Abb. 88; hier sind die Edita = Surstyli nur schematisch angedeutet).

Ganz allgemein sind bei den Calyptratae die Cerci in anderer Lage als bei den Acalyptratae und Aschiza (Syrphidae). Während sie hier zu beiden Seiten der Analöffnung liegen und als freie Anhänge die Körperwand nur wenig nach der Ventralseite hin überragen, liegen sie bei den meisten Calyptratae frei und deutlich ventral der Analöffnung (Abb. 84). Die nach der Dorsalseite hin gerichtete Basis des „Mesolobus" ist nur unbedeutend ausgerandet, so daß ihre Seitenteile sich nur wenig nach den Seiten der Analöffnung hin ausdehnen.

Offenbar ist für die Cerci bei allen diesen Formen ein gewisser Funktionswechsel eingetreten, der sich auch in der Herstellung der Gelenkverbindung zu den Surstyli ausdrückt. Bei *Glossina* liegen die Cerci, die hier ebenfalls zu einer Art von „Mesolobus" mehr oder weniger miteinander verschmolzen sind, weit von der Analöffnung entfernt. Offenbar ist das Epandrium bei den Glossinidae sekundär stark verlängert (siehe Hennig 1965 a), und diese Verlängerung, die sich auch im „inneren Kopulationsapparat" (Abb. 91) deutlich ausprägt, hat zu einer Entfernung der Cerci von der Analöffnung geführt. Man könnte sich nun vorstellen, daß sie auch eine Auflösung der Gelenkverbindung zwischen den Cerci und den Surstyli geführt hat. Dagegen sprechen aber die Verhältnisse bei den Pupipara (siehe unten).

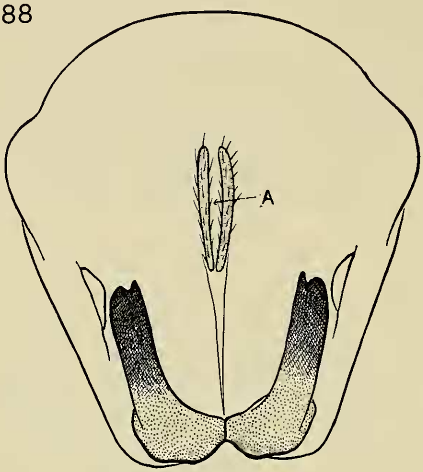
Zunächst ist es noch wichtig, daß als 3. Paar der oben erwähnten Gebilde, zu beiden Seiten der Analöffnung schmale, beborstete Sklerite liegen, die in Abb. 88 neutral als Adanalia bezeichnet sind.

Ganz ähnliche Sklerite sind auch bei Hippoboscidae (Abb. 87), Streblidae (Abb. 90), Nycteribiidae (Abb. 89) und bei *Mormotomyia* (Abb. 86) vorhanden. Alle diese Gruppen unterscheiden sich im Bau des Kopulationsapparates erheblich voneinander und von *Glossina*.

Bei den Nycteribiidae ist das Epandrium wie bei den Glossinidae stark verlängert (Abb. 89). Auch hier sind, wie bei *Glossina*, 2 lange Anhänge vorhanden. Theodor (1967) bezeichnet sie neutral als „claspers" und ihre Homologie als zweifelhaft. Aus dem Text seiner Ausführungen scheint aber hervorzugehen, daß er sie am ehesten mit den Surstyli anderer Calyptratae identifizieren möchte. Nach ihrer Lage ganz am Ende des verlängerten Epandriums und auf Grund der Tatsache, daß sie mit ihren Basen die Analöffnung flankieren, halte ich es für wahrscheinlich, daß sie als Cerci zu deuten sind (vgl. auch Fig. 36 und 40 bei Theodor 1967). Andere Anhänge, die als Cerci gedeutet werden könnten, erwähnt Theodor bei den Nycteribiidae nicht. Als Rudimente der Surstyli sind möglicherweise behaarte Lappen zu deuten, die bei manchen Nycteribiidae (Abb. 89) am Ventralende des trogförmigen Epandriums auftreten und eine gewisse Ähnlichkeit mit den Rudimenten der „Edita" mancher *Glossina*-Arten haben. Das ist aber sehr unsicher und auch nicht besonders wichtig. Von Bedeutung scheint mir aber die Tatsache zu sein,daß bei manchen Nycteribiidae unmittelbar neben der Analöffnung und zwischen dieser und den Basen der Cerci 2 beborstete Sklerite liegen, die ich mit den Adanalia der Glossinidae identifizieren

möchte. Wie die Abbildungen bei THEODOR (1967) zeigen, sind diese Adanalia bei den Nycteribiidae verschieden ausgebildet. Bei einigen sind sie deutlich von den Basen der Cerci getrennt (Abb. 89), bei anderen mehr oder weniger vollständig mit diesen verschmolzen.

88



89

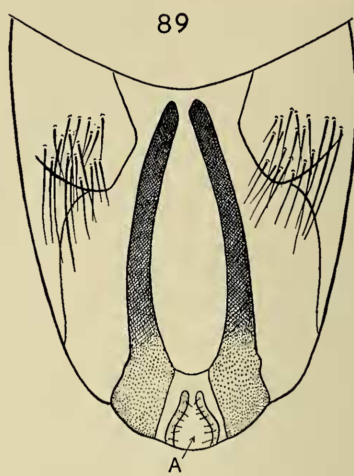


Abb. 88—89. Ventralansicht des Hypopygiums von *Glossina* spec. (88) und *Stylidia incisa* Theodor (89; Nycteribiidae). Abb. 89 etwas verändert gezeichnet nach THEODOR 1937. A = Analöffnung.

Bei den Hippoboscidae beschreibt THEODOR (1963) als „äußere Genitalien" 2 Fortsätze, „die dicht seitlich neben der Basis der Genitalien und etwas ventral davon liegen" (Abb. 87). „Ihre Homologie ist nicht klar. Ähnliche Fortsätze sind auch bei einigen Gattungen von Strebliden vorhanden. Sie sind möglicherweise mit den „accessory claspers" oder „paralobes" der Calliphoriden und mit den „edita" von *Glossina* homolog." Wenn THEODORS Deutung richtig ist, wie ich annehme, dann wären also wenigstens im Grundplan der Hippoboscidae Surstyli (=Paralobi, =Edita) vorhanden. Von den Cerci als freien Körperanhängen ist keine Spur zu erkennen. Dagegen sind zu beiden Seiten der Analöffnung 2 Sklerite vorhanden, die meiner Ansicht nach mit den Adanalia der Glossinidae und Nycteribiidae verglichen werden können. Manchmal stehen sie auf der Dorsalseite der Analöffnung miteinander in Verbindung, so daß sie diese dann als fast geschlossener Ring umgeben.

Unter den Streblidae besitzen nach den Angaben von WENZEL, TIPTON & KIEWLICZ (1966) die Trichobiinae und Streblinae „a pair of flap-like, usually setose structures in the wall of the genital pockets and closely associated with the dorsal connection of the membrane to the gonapophysal sheath. These are refered to by JOBLING (1951) as the surstyli." „In *Nycterophila*, unlike any other Streblidae except *Ascodipteron*, the terminalia are external, and consist of three principal elements." Von diesen „3 Elementen" können die „Gonapophysen" hier außer Betracht bleiben, da sie offenbar dem „inneren Kopulationsapparat" angehören, und den Postgoniten anderer Cyclorrhaphen entsprechen. Das von WENZEL, TIPTON & KIEWLICZ beschriebene äußere Paar von „claspers" besteht aus je einem langen, zylindrischen „clasper shaft which is continuous with the body wall of tergum IX and not separated from it by

a suture of any kind. Each of these bears a distal, movable harpago". Diese beweglichen Harpagonen entsprechen offenbar den Surstyli. Als „Cerci" beschreiben die genannten Autoren 2 halbmondförmige Platten zu beiden Seiten der Analöffnung (siehe auch Abb. 90). Meiner Ansicht nach sind diese aber mit den Adanalia der Glossinidae, Nycteribiidae und Hippoboscidae zu identifizieren.

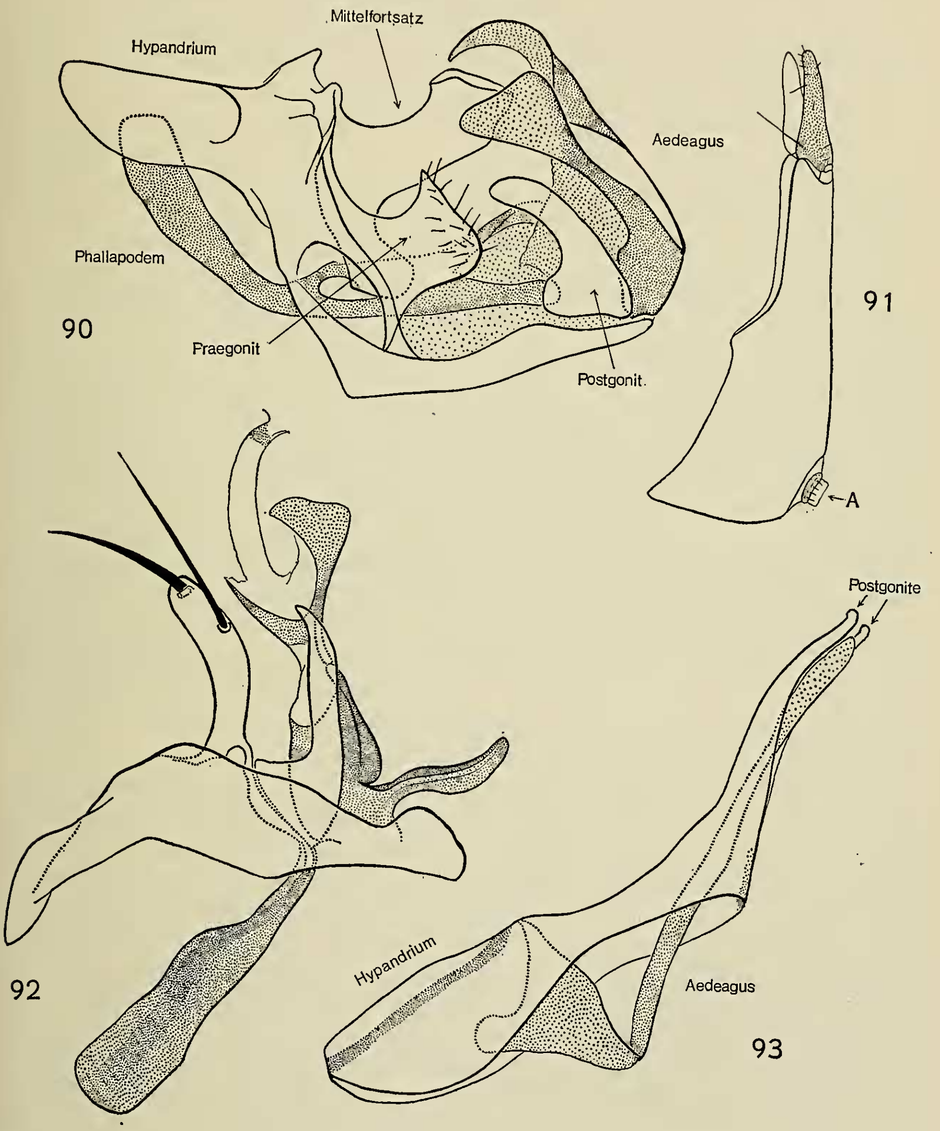


Abb. 90—93. Hypopygium (Lateralansicht) von *Nycterophila parnelli* Wenzel (90: Streblidae). Innerer Kopulationsapparat des Männchens von *Glossina* spec. (91), *Scopeuma stercoraria* L. (92) und *Ornithomyia avicularia* L. (93; Hippoboscidae). Abb. 90 etwas verändert gezeichnet nach Wenzel, Tipton & Kiewlicz (1966).

Aus dieser Übersicht scheint mir hervorzugehen, daß bei den Calyptratae mit adenotropher Pupiparie (Glossinidae, Pupipara) am Epandrium (einschließlich Proctiger) höchstens 1 Anhangspaar gut entwickelt ist, das offenbar zum Festhalten des weiblichen Abdomens bei der Kopulation dient. Bei den Glossinidae und wohl auch bei den Nycteribiidae sind das die Cerci, bei den Hippoboscidae und Streblidae dagegen die Surstyli. Auch die Verlängerung des Epandriums ist bei den Glossinidae (Cerci von der Analöffnung weit getrennt, Abb. 88), Nycteribiidae (Stellung der Cerci neben der Analöffnung blieb erhalten, Abb. 89) und einigen Streblidae (Surstyli als Klammerorgane wie bei den Hippoboscidae; Verlängerung des Epandriums im Bereich zwischen Analöffnung und Surstyli, Abb. 90) in ganz verschiedener Weise erfolgt. Da aber die Zugehörigkeit aller dieser Gruppen zu den Calyptratae außer Frage zu stehen scheint, spricht die Tatsache, daß bald die Cerci, bald die Surstyli als Klammerorgane erhalten geblieben sind, während das jeweils andere Anhangspaar reduziert wurde, dafür, daß die für die anderen Calyptratae so charakteristische Gelenkverbindung zwischen den Surstyli und Cerci, die beide Anhangspaare zu einer Funktionseinheit verbindet, im Grundplan dieser Gruppe noch nicht vorhanden war.

Der Bau des inneren Kopulationsapparates stimmt trotz aller Verschiedenheit im einzelnen bei den Familien der Pupipara sehr gut überein: Von den Praegoniten ist keine Spur erhalten[1]). Das Hypandrium („phallobase" bei Theodor 1967, Fig. 7: Nycteribiidae; „Gonapophyseal apodeme" bei Wenzel, Tipton & Kiewlicz 1966, Fig. 45: Streblidae) steht in enger Verbindung mit den Postgoniten (: „Parameren" bei Theodor 1963, Fig. 2 b: Hippoboscidae; „parameres" nach Theodor 1967, Fig. 7: Nycteribiidae; „Gonapophyses" nach Wenzel, Tipton & Kiewlicz 1966, Fig. 45: Streblidae) und bildet allein oder zusammen mit diesen eine ganz oder teilweise geschlossene Röhre um den Aedeagus. Diese charakteristische Ausbildung des inneren männlichen Kopulationsapparates bildet eine weitere Stütze für die Annahme von der Monophylie der Pupipara (vgl. Hennig 1965 a). Die Glossinidae (Abb. 95 a) zeigen trotz starker Autapomorphien, die zum Teil eine Folge der Verlängerung des Epandriums sind, mindestens darin ursprünglichere Verhältnisse, daß Praegonite erhalten sind. Wenn es Gründe gibt, die für nahe Verwandtschaft der Glossinidae und Pupipara sprechen (siehe auch Hennig 1965 a), dann kann zwischen den beiden Gruppen jedenfalls nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen.

Die 4 Familien mit adenotropher Pupiparie, die ich im folgenden kurz als Glossinoidea bezeichnen will, sind — abgesehen davon, daß bei ihnen Surstyli und Cerci noch keinen Strukturkomplex bilden — auch darin ursprünglicher als anscheinend alle anderen Calyptratae, daß bei ihnen das 6. Segment des männlichen Postabdomens vom 5. kaum verschieden und noch nicht dem Postabdomen angegliedert ist. Auch bei den Weibchen besteht nach Herting (1957; für *Glossina*) „keine Differenzierung zwischen Prae- und Postabdomen". In einer früheren Arbeit (1965 a) habe ich versucht, diese anscheinend ursprünglichen Verhältnisse im Bau des Abdomens beider Geschlechter als sekundär („Pseudoplesiomorphie") zu deuten, um dadurch der sonst unvermeidlichen Notwendigkeit aus dem Wege zu gehen, die auffälligen Übereinstimmungen, die im Bau des Rüssels zwischen den Glossinoidea und den Stomoxyinae bestehen (Gouin 1949) als Konvergenzen deuten zu müssen. Ich glaube heute nicht mehr, daß sich das vermeiden läßt und halte im wesentlichen die Annahme Herting's für richtig, nach der „dieser hochspezialisierte artenarme Zweig der Calyptratae

[1]) Siehe dazu Nachtrag, S. 73.

(gemeint sind die Glossinidae, doch ist die Annahme wahrscheinlich auf alle Glossinoidea auszudehnen) schon sehr frühzeitig in seiner Stammesgeschichte makrolarvipar geworden ist und aus diesem Grunde die bei allen anderen Familien eingetretene Differenzierung nicht mitgemacht hat". Wir müßten die Glossinoidea dann als Schwestergruppe aller übrigen Calyptratae ansehen.

Charakteristisch für alle Glossinoidea scheint das Vorhandensein der Adanalia zu sein, deren Deutung nun zur Diskussion steht. Ähnliche Sklerite scheinen bei relativ ursprünglichen Dipteren vorhanden zu sein.

„The cerci make up most of the proctiger and there are indications of parapodial plates at the base of the cerci in some of the families; in fact the organs called the cerci may in reality be parapodial plates in some forms, as has been suggested by CRAMPTON" (COLE 1927, p. 402).

Diese Äußerungen beziehen sich nicht auf die Cyclorrhapha. Über diese sagt CRAMPTON (1942, p. 112):

„It therefore seems probable that at least the distal portions of the structures labelled *ce* in the figures of the males of the higher Diptera are formed by the cerci, although the parapodial plates (or paraprocts) may possibly contribute to the formation of the basal regions of these structures ..."

Ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß die Adanalia der Glossinoidea als Parapodialplatten im Sinne der genannten Autoren gedeutet werden können. Dagegen spricht das Fehlen vergleichbarer Strukturen bei den Acalyptratae und bei den Aschiza. Sie als Rudimente der gesamten Cerci zu deuten, verbietet das Vorkommen echter Cerci bei den Glossinidae und wahrscheinlich bei den Nycteribiidae (siehe oben). Wahrscheinlich hat man die Adanalia der Glossinoidea als Neubildungen oder als Abgliederungen von der Basis der Cerci anzusehen, eine Annahme, die durch die bei den Nycteribiidae beschriebenen Verhältnisse (siehe oben) besonders nahegelegt wird.

Den Adanalia der Glossinoidea vergleichbare Strukturen kenne ich von anderen Calyptratae nicht. Bei den zahlreichen von mir untersuchten Anthomyiidae und Muscidae sind sie mir nie begegnet, und auch in den Abbildungen anderer Gruppen finde ich sie nicht. SALZER (1968) beschreibt allerdings bei *Calliphora*, unter Hinweis auf GRAHAM-SMITH, 2 „oval membranous flaps" zu beiden Seiten der Analöffnung. Das aber sind keine beborsteten Sklerite.

Die Frage nach der Identität der Adanalia und der Cerci wurde so ausführlich besprochen, weil sie für die Beurteilung der noch immer rätselhaften *Mormotomyia hirsuta* Austen (Mormotomyiidae) von Bedeutung sein könnte. Wie VAN EMDEN (1950) richtig feststellt, sind die Genitalien des Männchens dieser Art bemerkenswert „by absence of a movable pair of superior and inferior forcipes". Neben der Analöffnung sind 2 ziemlich breite behaarte Skerite vorhanden, die den Adanalia der Glossinoidea, insbesondere denen der Hippoboscidae ähnlich sind (Abb. 86). Während Surstyli bei *Mormotomyia* sicher fehlen, könnte man die erwähnten Skerite neben der Analöffnung als Rudimente der Cerci oder als Adanalia deuten. Gegen ihre Deutung als Cerci scheint ihre Lage flach in der Körperwand zu sprechen. Entsprechend ihrer Herkunft aus Körperanhängen stehen die Cerci sonst bei allen mir bekannten Cyclorrhaphen wenigstens mit ihren knopfförmigen Endabschnitten frei über die Körperwand hinaus (vgl. z. B. Abb. 71). Eine geringfügige weitergehende Reduktion könnte allerdings dazu führen, daß sie schließlich nur noch als Verstärkung der Körperwand erscheinen wie bei *Mormotomyia*. Wollte man die betreffenden Sklerite von *Mormotomyia* aber mit den Adanalia der Glossinoidea identifizieren und diese Gebilde als eine Besonderheit (ein apomorphes Grundplanmerkmal) dieser Gruppe deuten, dann käme man dazu, nähere Verwandtschaft zwischen

Mormotomyia und den Glossinoidea zu vermuten. Für die Beantwortung der Frage, ob das möglich ist, dürfte der Bau des Rüssels entscheidend sein.

Zum Grundplan der Calyptratae gehört als abgeleitetes Merkmal mindestens das Vorhandensein eines besonderen Gelenkstückes („Hyoid") zwischen dem Fulcrum und der Basis des Epi- und Hypopharynx. Dieses Hyoid fehlt zwar auch bei manchen Calyptratae (*Stomoxys*, Pupipara). Hier ist es aber offenbar sekundär verlorengegangen (bzw. durch eine andere Struktur ersetzt), und dieser Verlust ist nach GOUIN (1949) durch ein starres Haustellum und durch große Retraktibilität des Rostrums bedingt. Die zuletzt genannte Voraussetzung fehlt bei *Glossina*, und hier ist deshalb das Hyoid auch erhalten. Es gehört also ganz offenbar zum Grundplan auch der Glossinoidea und folglich zu dem der Calyptratae.

Bei *Mormotomyia* ist nach VAN EMDEN kein Hyoid vorhanden. Es gibt auch keine Anzeichen dafür, daß es sekundär verloren gegangen sein könnte. Von den Bedingungen, die bei *Stomoxys* und bei den Pupipara zu seinem Verluste geführt haben, fehlt bei *Mormotomyia* mindestens die des starren Haustellums.

Damit scheint es ausgeschlossen, daß *Mormotomyia* mit irgendeiner Teilgruppe der Calyptratae näher verwandt ist. VAN EMDEN stellt zwar fest „If *Mormotomyia* belongs to the Calyptrata series or is transitional between it and the Acalyptrata, there can be little doubt that the Cordyluridae are its closest allies." Seine Argumentations- und Ausdrucksweise ist jedoch stark typologisch gefärbt und auch von der Tatsache bestimmt, daß die Cordyluridae, die früher zu den Acalyptratae gestellt wurden, vielfach noch heute als die „ursprünglichsten" Calyptratae gelten. Sie sind aber echte Calyptratae und in manchen Merkmalen weniger ursprünglich als die Glossinoidea. Wenn *Mormotomyia* wirklich zu den Calyptratae gehört, dann kann die Gattung nur als Schwestergruppe aller übrigen Vertreter der Calyptratae angesehen werden, und nicht näher mit irgendeiner Teilgruppe verwandt sein, auch nicht

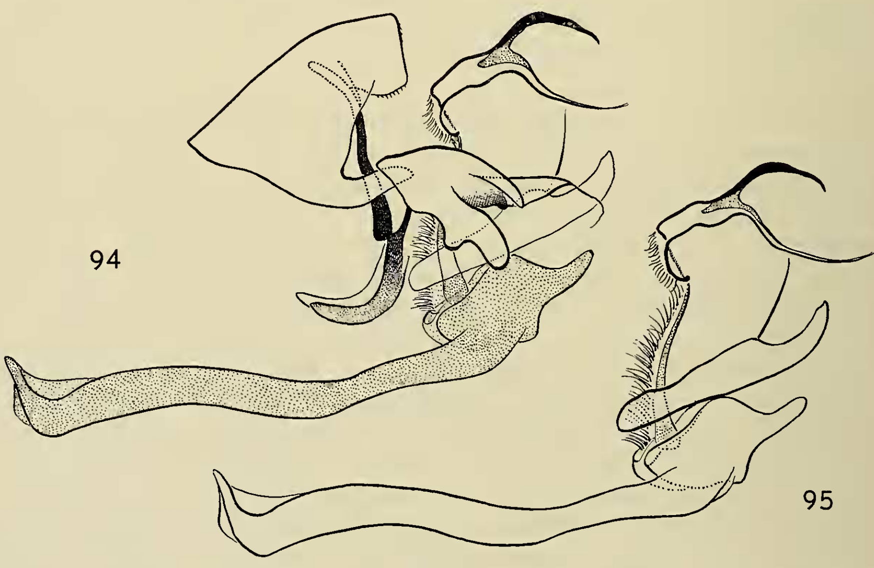


Abb. 94—95. Innerer Kopulationsapparat des Männchens von *Mormotomyia hirsuta* Austen. In Abb. 95 sind Hypandrium und Praegonit weggelassen.

mit den Cordyluridae. Deshalb wäre nun die Frage zu untersuchen, ob ihr diese Stellung wirklich zugeschrieben werden kann. VAN EMDEN hat schon auf dem Spalt im 3. Fühlerglied hingewiesen. Der Bau der Fühler (Abb. 96) stimmt tatsächlich am besten mit dem der Calyptratae überein. Zwar tritt der Spalt im 2. Glied auch bei verschiedenen Acalyptratae auf (einigen Otitoidea, Psilidae und bei allen Drosophiloidea), aber es gibt nach anderen Merkmalen keinen Anhaltspunkt dafür, daß *Mormotomyia* mit einer dieser Gruppen näher verwandt sein könnte. Das 3. Fühlerglied ist klein und scheint auf dem Wege zu sein, in das große 2. Glied einbezogen zu werden, wie das bei den Pupipara geschieht. Der anscheinend zum Grundplan der Schizophora und noch zu dem der Calyptratae gehörende dorsolaterale Proximalfortsatz des 3. Gliedes ist auch bei *Mormotomyia* vorhanden.

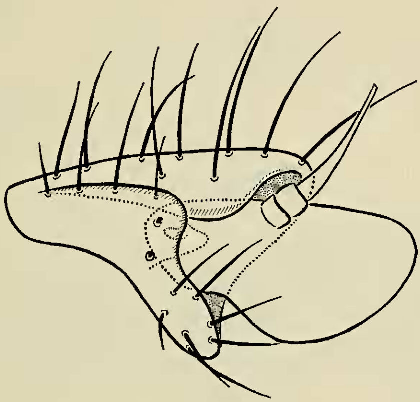


Abb. 96. *Mormotomyia hirsuta* Austen, 2. und 3. Fühlerglied.

Die übrigen bisher untersuchten Merkmale von *Mormotomyia* sprechen nicht eindeutig für die Zugehörigkeit von *Mormotomyia* zu den Calyptratae, aber auch nicht dagegen.

Vom inneren Kopulationsapparat des Männchens und vom Legrohr des Weibchens gab VAN EMDEN keine sehr genauen Abbildungen. Untersuchungen an 2 Exemplaren, die mir Mr. A. C. PONT freundlicherweise zur Verfügung stellte, zeigten, daß auch der Kopulationsapparat des Männchens manche Besonderheiten zeigt, die wohl als Autapomorphien zu deuten sind und deshalb keine Bedeutung für die Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen haben (Abb. 94, 95). Das gilt z. B. für die Form des Hypandriums und für das gabelförmige Gebilde im Bereich der Verbindungsbrücke zwischen Hypandrium, Praegoniten und Phallapodem. Der mediane Vorsprung des Hypandriums, der wohl als Widerlager des weiblichen Abdomens bei der Kopulation dient, erinnert an den „Mittelfortsatz" der Glossinidae (Abb. 91), aber das ist sicher nur eine „zufällige" Übereinstimmung und sicher kein synapomorphes Merkmal. Etwas ähnliches ist mir von anderen Schizophora nicht bekannt. Die Ausbildung der Prae- und Postgonite und die lange Borste der letzteren erinnert eher an die Calyptratae als an irgendeine mir bekannte Acalyptratenfamilie. Aber alle diese Merkmale sind zu unbestimmt, als daß man daraus irgendwelche Schlüsse ziehen könnte. Merkwürdig ist die Form des Aedeagus. Der Basiphallus ist kurz, der Disti-

phallus etwas schlauchförmig, behaart, und am Ende gegabelt. Ähnliche Formen des Aedeagus kommen bei verschiedenen Acalyptratae, anscheinend aber selten bei Calyptratae vor. Ein Hinweis auf die Gattungen *Lispocephala* (Textfig. 172 bei HENNIG 1955—1964), *Lispe* (Textfig. 127, l. c.), *Voria* und *Blepharigena* (VERBEKE 1962, Taf. IX, Fig. 3, 4) mag zeigen, daß der Aedeagus auch bei Calyptratae sehr ungewöhnliche Formen annehmen und von der gewöhnlichen starren Form stark abweichen kann. Es mag sich also auch bei *Mormotomyia* um eine Autapomorphie handeln. Leider habe ich bei der Bearbeitung der Muscidae dem „inneren Kopulationsapparat" des Männchens nicht genügend Aufmerksamkeit gewidmet, so daß ich kein gutes Bild vom möglichen Ausmaß der Abweichungen vom Grundplan dieser Familie habe.

Ein abgeleitetes Merkmal im weiblichen Postabdomen von *Mormotomyia* (Abb. 97—100) ist die Lage der Stigmen im Randbereich der Tergite. Das Merkmal ist charakteristisch für die meisten Calyptratae, kommt aber auch bei einigen Acalyptratenfamilien vor. Ein relativ ursprüngliches Merkmal ist dagegen die Ausbildung des 6. Segmentes, das noch dem Praeabdomen angegliedert ist und noch nicht zum Legrohr gehört. Ursprünglicher (?) sind unter den Calyptratae nur die Glossinidae,

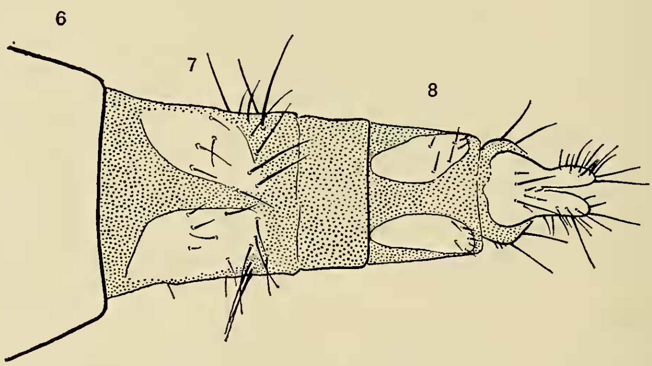


Abb. 97. Legrohr (Dorsalansicht) des Weibchens von *Mormotomyia hirsuta* Austen.

bei denen auch das 7. Segment kaum von den Segmenten des Praeabdomens verschieden ist. Bei *Mormotomyia* ist allerdings das 6. Sternit in der Mitte membranös. Auch dieses Segment ist also schon geringfügig in die Funktionen des Legrohres einbezogen (notwendige Dehnungsfähigkeit des Abdomens mit Rücksicht auf hohe Eizahlen oder Ovoviviparie?). Die eigentliche Grenze des Legrohres liegt aber eindeutig zwischen dem 6. und 7. Segment. Ein zweifellos abgeleitetes (autapomorphes) Merkmal ist das Fehlen des 7. Stigmas. Die Sternite des 7. und 8. Segmentes sind nicht scharf begrenzt und nur schwach und undeutlich sklerotisiert. Die Tergite beider Segmente sind in der dorsalen Mitte geteilt und bestehen aus je 2 dorsolateralen beborsteten Platten. Ähnliches kommt sehr häufig bei Calyptratae vor, ist mir aber nur von wenigen Acalyptratae bekannt. Trotzdem muß die Spaltung des 7. und 8. Tergites als Autapomorphie von *Mormotomyia* angesehen werden; denn es gibt sonst keinen Grund für die Annahme, daß die Gattung mit anderen Calyptratae, die das gleiche Merkmal besitzen, näher verwandt sein könnte. Die Cerci sind getrennt (plesiomorph). Bemerkenswert sind die 2 sehr kleinen Spermatheken. Zum Grundplan der Calyptratae gehören zweifellos 3 Spermatheken. Reduktion einer Sperma-

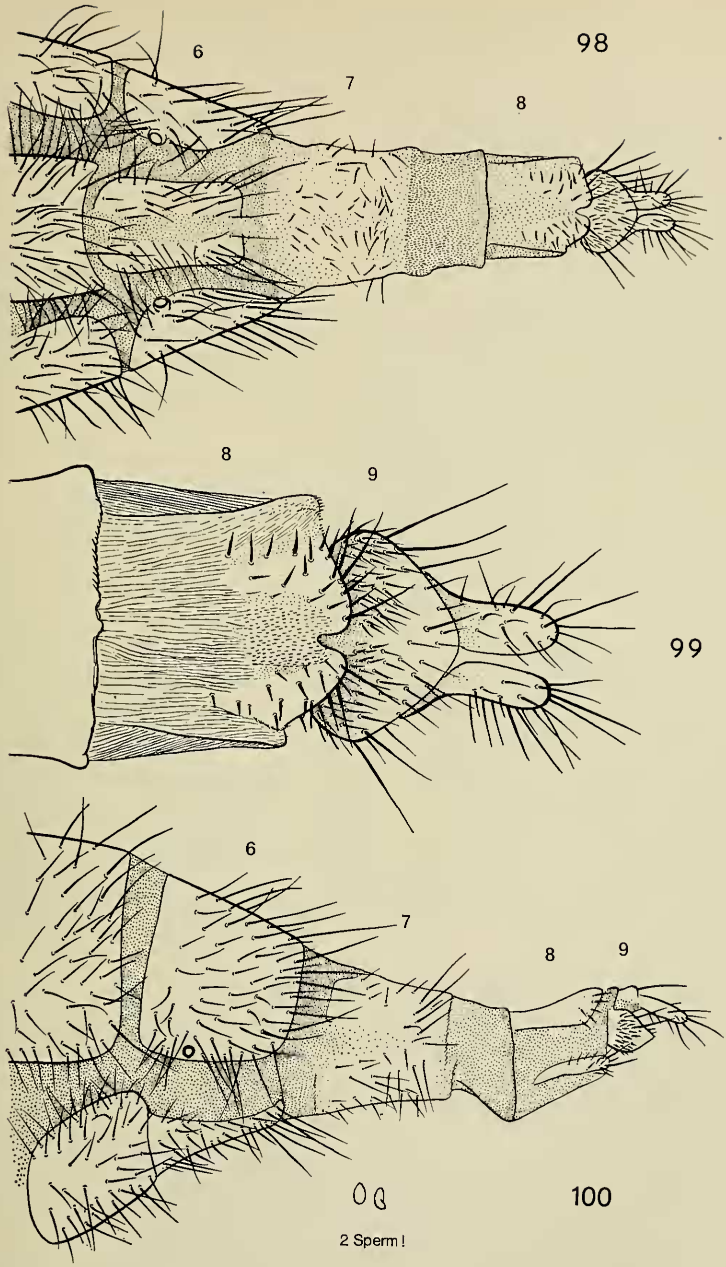


Abb. 98—100. Legrohr des Weibchens von *Mormotomyia hirsuta* Austen (98: Ventralansicht; 99: Endsegmente ventral; 100: Lateralansicht). „2 Sperm!" = die beiden Spermatheken.

theka kommt, im Gegensatz zu den Acalyptratae, relativ selten vor. Sie ist aber offenbar mehrmals unabhängig bei verschiedenen Arten der Gattung *Fannia*, bei den Stomoxyinae und Glossinidae entstanden.

Die Frage, ob bei *Mormotomyia* ein besonderer Postclypeus (Aufhängeband nach der Terminologie älterer Autoren) vorhanden ist oder nicht, läßt sich bis jetzt nicht beantworten. VAN EMDEN erwähnt dieses Merkmal nicht, und ich habe es in Anbetracht der Seltenheit der Tiere nicht untersucht, zumal die spärlichen bisher vorliegenden Stichprobenuntersuchungen nicht zu entscheiden gestatten, welche Bedeutung dieses Merkmal für die Unterscheidung der Acalyptratae und Calyptratae hat (siehe darüber S. 21—24).

Die von VAN EMDEN angeführten Larvenmerkmale („not-tubular hind spiracles and the angular dilation of the ventral arm of the bucco-pharyngeal skeleton also are characters which the larvae share with Cordyluridae and Anthomyiinae but not with Acalyptratae") gestatten auch keine sichere Entscheidung. Sitzende Hinterstigmen kommen auch bei Acalyptratae vor, und für die Verbreiterung des Ventralarmes des Cephalopharyngealskelettes gilt dasselbe (vgl. z. B. die Abbildung von *Mormotomyia* bei VAN EMDEN 1950, Fig. 12 mit der Abbildung von *Lyciella* und *Tephrochlamys* bei HENNIG 1952/68, Fig. 169, 178.

So bleibt als einigermaßen brauchbarer Hinweis auf die Zugehörigkeit der Gattung *Mormotomyia* zu den Calyptratae tatsächlich nur der Bau der Fühler.

Bei einer so eigenartigen, hoch spezialisierten, lokal verbreiteten und von allen anderen Gruppen durch eine so große morphologische Lücke getrennten Art wie *Mormotomyia hirsuta* Austen ist man natürlich mit vollem Recht geneigt, sich nur durch sehr starke Gründe davon überzeugen zu lassen, daß sie tatsächlich die Schwestergruppe einer so artenreichen, in jeder Beziehung so vielgestaltigen und sicher auch ziemlich alten Gruppe, wie es die übrigen Calyptratae sind, zu halten. Man würde eine gewisse Erleichterung empfinden, wenn es gelänge, überzeugend nachzuweisen, daß sie nur ein „hochspezialisierter Seitenzweig" einer engeren Verwandtschaftsgruppe ist. Bei einer Höhlenform denkt man da zuerst natürlich an die beiden Familien, die das größte Kontingent an Höhlenformen unter den Schizophora stellen, die Sphaeroceridae und Heleomyzidae. Tatsächlich wurde zunächst auch nähere Verwandtschaft zwischen *Mormotomyia* und den Sphaeroceridae angenommen. Aber weder für diese Annahme, noch für die einer näheren Verwandtschaft mit den Heleomyzidae oder mit irgendeiner anderen Acalyptratenfamilie lassen sich bis jetzt Gründe beibringen.

Deshalb bleibt zur Zeit nur die durch den Bau der Fühler begründete und durch andere Merkmale mindestens nicht widerlegbare Annahme, daß die Mormotomyiidae (mit der einzigen Art *Mormotomyia hirsuta* Austen) tatsächlich als die Schwestergruppe der übrigen Calyptratae anzusehen sind. *Mormotomyia* wäre dann eine Parallele zu gewissen Höhlenkrebsen (z. B. *Spelaeogriphus lepidops* Gordon vom südafrikanischen Tafelberg), von denen auch nur angenommen werden kann, daß sie die reliktäre Schwestergruppe recht artenreicher und alter, mehr oder weniger frei lebender Crustacea (im Falle von *Spelaeogriphus*: der Asselartigen) sind.

Eine Calyptratenfamilie, deren Stellung bisher nicht geklärt ist, sind die *Eginiidae*. Die Hypopleuralborsten der Imagines und die parasitische Lebensweise der Larven (bei Diplopoden) könnten als Indizien dafür angesehen werden, daß die Familie zu den Tachinoidea gehört. Eine Diskussion mit Herrn Dr. B. HERTING, einem der besten Kenner dieser Gruppe, hat mich aber davon überzeugt, daß eine solche Annahme in den Merkmalen der Eginiidae keine Stütze findet.

Auch für die Annahme, daß die Eginiidae zu den Anthomyiidae gehören, oder mit dieser Familie näher verwandt sein könnten, kann ich keinerlei Gründe finden.

Dazu muß allerdings gesagt werden, daß bis jetzt überhaupt keine abgeleiteten Merkmale bekannt sind, mit deren Hilfe man nachweisen könnte, daß die Anthomyiidae eine monophyletische Gruppe sind.

Nicht viel besser steht es bei den Muscidae. Charakteristisch für den inneren Kopulationsapparat der Eginiidae (Abb. 102) scheint (soweit man das nach der einzigen bisher untersuchten Art behaupten darf!) die Form der Praegonite zu sein. Etwas ähnliches kenne ich von den Anthomyiidae nicht. Vergleichbar wären vielleicht manche Muscidae, doch habe ich auf deren inneren Kopulationsapparat leider nicht genügend geachtet. Gut begründet sind einige Teilgruppen der Muscidae. Von den abgeleiteten Merkmalen der Fanniinae ist bei *Eginia* kein einziges vorhanden. Bei den anderen Muscidae ist entweder das 7. oder das 7. und 6. Abdominalstigma der Weibchen reduziert. Bei *Eginia* habe ich überhaupt keine Abdominalstigmen gefunden. Deshalb kann auch das Fehlen des 6. und 7. Stigmas nicht ohne weiteres als synapomorphe Übereinstimmung der Eginiidae und dieser Teilgruppe der Muscidae (A_2 oder mindestens B_2 bei HENNIG 1965 a) angesehen werden. HERTING (1957) nimmt das zwar anscheinend für *Xenotachina* an, sagt aber leider nichts über das Vorhandensein oder Fehlen der Stigmen im Praeabdomen dieser Gattung.

Nach HORI (1960) scheinen bei der gleichen Teilgruppe der Muscidae auch die Anhangsdrüsen des männlichen Geschlechtsapparates zu fehlen. Leider ist darüber von

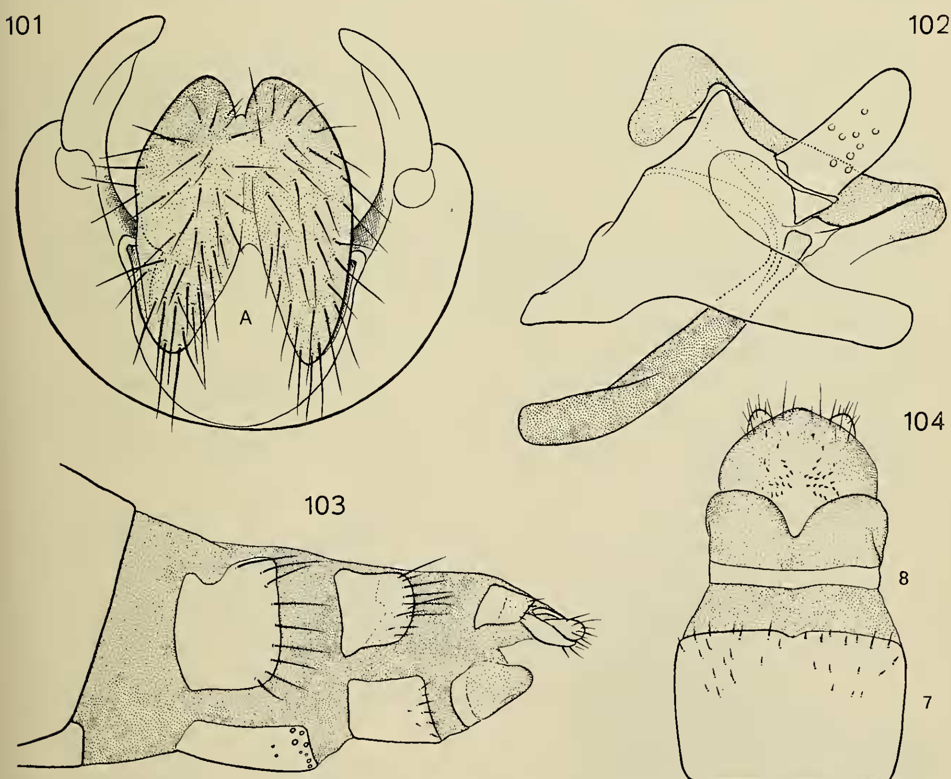


Abb. 101—104. *Eginia ocypterata* Meigen (101: Kaudalansicht des Hypopygiums, 102: innerer Kopulationsapparat des Männchens; 103: Legrohr des Weibchens lateral, 104: dasselbe ventral).

den Eginiidae nichts bekannt. Ich möchte daher hier ausdrücklich auf die Bedeutung hinweisen, die eine Untersuchung dieses Merkmales bei den Eginiidae haben könnte.

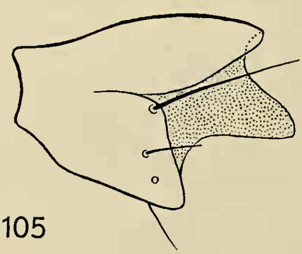
Von Bedeutung könnte auch der aus den verschmolzenen Cerci gebildete Mesolobus sein. Leider ist über den Bau dieses Gebildes im Grundplan der Calyptratae und über die Veränderungen, die es in dieser Gruppe erfahren kann, bisher nichts bekannt. Das von SALZER (1968) beschriebene Gelenk zwischen Cerci und Surstyli scheint als abgeleitetes Merkmal zum Grundplan der Calyptratae (vielleicht mit Ausnahe der Glossinoidea, siehe oben S. 58) zu gehören. Es ist auch bei *Eginia* vorhanden. Für *Calliphora* gibt SALZER ausdrücklich an, daß die Cerci gegeneinander bewegt werden können durch einen Muskel (m 45 = Musculus cercocercalis), „durch dessen Zusammenziehen sich die dorsalen Regionen einander nähern und die ventralen sich auseinanderspreitzen". Dieser Muskel scheint auch bei den Acalyptratae vorhanden zu sein und dürfte daher (als relativ plesiomorphes Merkmal) in den Grundplan der Calyptratae übernommen worden sein. Bei den Familien mit einheitlichem Mesolobus (Scatophagidae, Abb. 84, Anthomyiidae, Muscidae) ist eine Gegeneinanderbewegung der Cerci, so wie sie SALZER von *Calliphora* beschreibt, sicher nicht möglich. Man ist daher geneigt, einen solchen Mesolobus (wie er auch bei *Eginia* vorkommt, Abb. 101) für ein abgeleitetes Merkmal zu halten, wenn andererseits auch sicher nicht alle Besonderheiten von *Calliphora* als plesiomorph zu deuten sind. Ein einheitlicher Mesolobus scheint, nach den Abbildungen von RUBTZOW 1951 zu deuten, aber auch bei Tachinoidea vorzukommen.

Strukturen mit so deutlich erkennbar verschiedenen Funktionsmöglichkeiten sind erfahrungsgemäß immer für die Ermittlung von Verwandtschaftsbeziehungen wertvoll. Eine genauere vergleichende Untersuchung des von den gelenkig miteinander verbundenen Surstyli und Cerci gebildeten Strukturkomplexes würde sich bei den Calyptratae daher sicher lohnen.

Nachtrag

Nach Abschluß des Manuskriptes und während seiner Drucklegung erhielt ich unerwartet noch Gelegenheit zur Untersuchung einiger umstrittener Gattungen. Daraus und aus der Berücksichtigung einiger neuerer Arbeiten ergeben sich die folgenden Nachträge:

1. Bei der Gattung *Somatia* (S. 30) besitzt das 2. Fühlerglied einen deutlichen und ziemlich tiefen Längsspalt (Abb. 105). Die angenommene Verwandtschaft mit den Psilidae wird dadurch zwar nicht bewiesen. Das Merkmal kann aber als weitere Stütze für diese Annahme gelten.



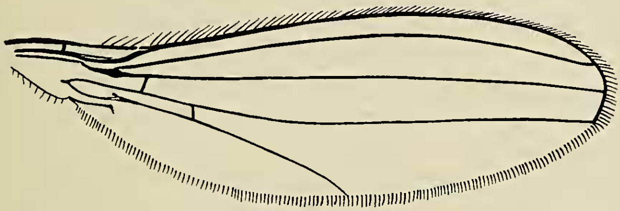
105

Abb. 105. *Somatia spec.*, 2. Fühlerglied

2. Die Gattung *Teratomyza* und ihre nächsten Verwandten wurden hier (S. 40 u. a.) unter der Bezeichnung „*Teratomyza*-Gruppe" aufgeführt, weil ich einer seit langem

im Druck befindlichen Veröffentlichung von VOCKEROTH nicht vorgreifen wollte, in der für diese Gattungsgruppe der Familienrang eingeführt werden sollte. Inzwischen ist aber die Bezeichnung „Familie Teratomyzidae“ von COLLESS & McALPINE (1970) gebraucht worden. Alles, was oben über die „*Teratomyza*-Gruppe“ gesagt wurde, gilt also sinngemäß für diese Familie.

3. Einen Paratypus von *Echidnocephalus barbatus* Lamb (S. 43) stellte mir Mr. A. C. PONT (London) freundlicherweise zur Verfügung.
Es besteht kein Zweifel darüber, daß die Gattung *Echidnocephalus* zu den Anthomyzoidea im oben angenommenen Sinne gehört. Die genauen Verwandtschaftsbeziehungen sind allerdings schwer zu bestimmen. Sicher scheint zu sein, daß die Gattung nicht zu den Periscelidea gehört. Zwar besitzt sie einige Merkmale, die auch bei einigen Familien der Periscelidea auftreten können, aber es handelt sich dabei offenbar um Konvergenzen. Zu diesen Merkmalen gehören die starke Abplattung des Kopfes (Abb. 107), die tiefe Einbuchtung des Hinterhauptes, in die der stark vorgewölbte Thoraxrücken hineinpaßt, und verschiedene Merkmale des



106

Abb. 106. *Echidnocephalus barbatus* Lamb (Paratypus), Flügel.

Flügels (Abb. 106): Der ganze Flügel ist schmal (verschmälert) und offenbar auch etwas verlängert. Der Analwinkel ist abgerundet. Die Alula ist schmal und streifenförmig. Sie ist bei dem trockenen Tier umgeschlagen. Ihre genaue Form wäre nur am mikroskopischen Präparat festzustellen, doch weicht sie offenbar nicht wesentlich von der in Abb. 106 gegebenen Darstellung ab. Beide Queradern sind stark in Richtung nach der Flügelwurzel verschoben; die hintere Querader (*tp*) liegt weit vom Flügelrande entfernt. Von der Basalquerader (*tb*) ist nur ein kurzer Stumpf vorhanden, und auch die „Abschlußquerader“ der Analzelle (cu_{1b}) ist nicht

107



108

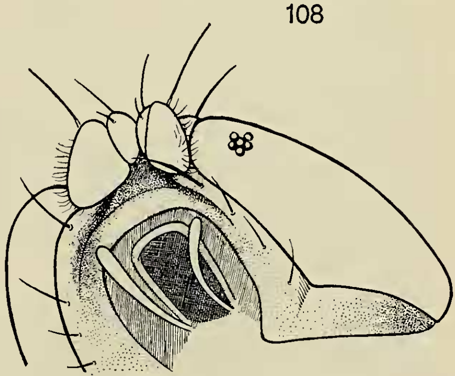


Abb. 107—108. Kopf von *Echidnocephalus barbatus* Lamb (Paratypus).

deutlich ausgebildet. Von der Analader ($cu_{1b} + 1a$) ist nur ein kurzer Schatten erkennbar. Die Subcosta liegt dicht neben r_1. Sie verblaßt im Endabschnitt bzw. ist in ihrem Verlaufe nur in einem kurzen Proximalabschnitt von r_1 zu unterscheiden. Die distale Costabruchstelle (vor der Mündung von r_1) ist sehr schwach ausgebildet und nur unsicher zu erkennen. Hinter der Humeralquerader, etwa gegenüber der Ursprungsstelle des Radialsektors liegt (als Andeutung der proximalen Costabruchstelle) eine leichte Verdünnung der Costa, der eine ebenso leichte Verdünnung der Subcosta entspricht.

Ursprünglicher als alle Periscelidea ist *Echidnocephalus* im Vorhandensein von 3 deutlichen Frontorbitalborsten (Abb. 107) und 2 Postalarborsten: die hintere *pa* ist erhalten. In diesem zuletzt genannten Merkmal unterscheidet sich *Echidnocephalus* auch von allen mir bekannten Gattungen der Anthomyzidae (einschließlich *Amygdalops*). Bei den Opomyzidae ist dagegen die hintere *pa* ebenfalls erhalten. Wie bei dieser Familie (hier allerdings nur bei *Anomalochaeta*) sind bei *Echidnocephalus* auch (kurze und feine) divergierende *pvt* vorhanden. Die konvergierenden *pvt* sind vielleicht kein ganz zuverlässiges Merkmal der Anthomyzidae. Da aber bei *Amygdalops* deutlich gekreuzte *pvt* vorhanden sind, ist die Divergenz der *pvt* bei *Echidnocephalus* vielleicht noch nicht ganz bedeutungslos.

Der Bau der Praefrons (Abb. 108) läßt sich leider bei dem getrockneten Tier nicht mit Sicherheit erkennen. Das wäre nur am mikroskopischen Präparat möglich. Auf den ersten Blick erinnert die Praefrons an diejenige der Periscelidea. Sie ist aber nicht wie bei diesen ein gleichmäßig gewölbter Schild. Vielmehr sind die Randleisten wulstartig vorgewölbt, so daß der mittlere Teil tiefer liegt als die beborsteten Randwülste. Möglicherweise hängt die besondere Bildung der Praefrons mit der sehr starken dorsoventralen Abplattung des Kopfes zusammen, die in der Gattung *Schizochroa* eine gewisse Parallele hat. Die Tatsache, daß die Praefrons auch hier wie bei den anderen Periscelidea einen ganz gleichmäßig gewölbten Schild ohne Randleisten bildet, deutet aber vielleicht darauf hin, daß die Abplattung des Kopfes bei *Schizochroa* von einem anderen Vorzustande ausgegangen ist als bei *Echidnocephalus*. Die „Mundöffnung" ist groß. Die annähernd fadenförmigen Palpen tragen keine kräftigen Borsten wie etwa bei *Amygdalops*. Die Fühler haben die bei vielen Anthomyzoidea vorkommenden und vielleicht zum Grundplan dieser Gruppe gehörende Hakenform. Das 3. Glied ist oval, am Ende etwas verschmälert, nicht scheibenförmig, wie es nach einer der Abbildungen Lamb's scheinen könnte. Die Fühlerborste (Arista) ist auffällig dünn wie bei vielen anderen Anthomyzoidea. Am oberen Rande der Sternopleura sind 2 Borsten (*stpl*) vorhanden. Propleuralborsten scheinen völlig zu fehlen. Von den beiden *sc* ist das laterale Paar kurz und haarförmig, weniger als 1/3 so lang wie das apikale. Die hintere *pa* ist kaum halb so lang wie die vordere. Die Beborstung des Thoraxrückens ist schlecht erhalten; beispielsweise sind die Notopleuren vollständig zerstört. Hinter der Quernaht 2 Paar lange *dc*, vor denen ein 3., viel kürzeres und schwächeres Paar steht. Ein ebenso kurzes und schwächeres Paar vor der Quernaht. Eine kurze *prs* scheint vorhanden zu sein. Supraalarborste etwa so lang und so kräftig wie die 2. *dc* (von hinten her gezählt).

Nach alledem scheint es sicher, daß *Echidnocephalus* nicht zu den Asteiidae oder zu irgendeiner anderen Familie der Periscelidea gehört. Die Gattung ist mit den Anthomyzidae sehr wahrscheinlich näher verwandt als mit den Periscelidea. Wären nicht 2 *pa* vorhanden, dann würde man sie wahrscheinlich unbedenklich zu den

Anthomyzidae stellen, und sicher werden das manche Autoren auch tun. Aber das genannte Merkmal mahnt zur Vorsicht. Ich kann es nicht für einen belanglosen Zufall halten, daß bei allen anderen sicher zu den Anthomyzidae gehörenden Gattungen nur 1 *pa* vorhanden ist, und ich kann daher *Echidnocephalus* nicht einfach als Absprengling irgendeiner anderen Gattung (z. B. *Amygdalops*) ansehen. Ihre Stellung bleibt vorläufig in ähnlicher Weise ungeklärt wie die einiger australischer und südamerikanischen Gattungen (siehe S. 44). Man kann einstweilen die Möglichkeit nicht ausschließen, daß *Echidnocephalus* als Reliktform in einem Schwestergruppenverhältnis zu den übrigen Anthomyzidae oder auch zu den Anthomyzidae + Opomyzidae (? + Chyromyidae) steht. Die Beantwortung dieser Frage, die vorerst durch die Unmöglichkeit der mikroskopischen Untersuchung beider Geschlechter verhindert wird, sollte nicht mehr durch voreilige und vorbehaltlose Einordnung der Gattung in die Familie Anthomyzidae erschwert werden.

4. Nach Kim & Cook (1966), deren Arbeit ich Herrn Prof. Dr. G. W. Byers (Lawrence, Kansas) verdanke, sollen bei *Leptocera* 3 Spermatheken vorhanden sein. Sollte sich durch die Untersuchung weiterer Arten bestätigen, daß 3 Spermatheken tatsächlich zum Grundplan der Sphaeroceridae gehören, dann könnte dies für die z. T. noch undurchsichtige Gliederung der Familie von Bedeutung sein. Da wie es jetzt scheint, 2 Spermatheken zum Grundplan der meisten Acalyptratengruppen gehören, mit denen die Sphaeroceridae bisher in Verbindung gebracht wurden, könnte der Nachweis von 3 Spermatheken im Grundplan dieser Familie auch ein weiteres (wenn auch schwaches) Indiz gegen die Zugehörigkeit der Familie zu einer dieser Gruppen (z. B. Drosophiloidea, Chloropoidea) sein. Mit der Annahme einer näheren Verwandtschaft der Sphaeroceridae und Heleomyzidae wäre er dagegen gut verträglich.
5. Für die Anhänge des inneren Kopulationsapparates der Pupipara (S. 62) ergibt sich vielleicht eine veränderte Deutung aus der von Schlein & Theodor durchgeführten Untersuchung der Muskulatur bei den Nycteribiidae. Auf diese Arbeit, deren Manuskript mir die genannten Autoren freundlicherweise zur Durchsicht übersandten, möchte ich hier ausdrücklich hinweisen.

Literatur

ACZÉL, M. (1954): Neriidae von Neuguinea. — Treubia 22, p. 505—531.

— (1961a): Morfologia externa y Division sistematica de las „Tanypezidiformes" con sinopsis de las especies argentinas de Tylidae („Micropezidae") y „Neriidae". — Acta zool. lilloana 11, p. 483—589.

— (1961b): A revision of American Neriidae. — Studia Ent. 4, p. 257—346.

BÄHRMANN, R. (1966): Das Hypopygium von *Dolichopus* Latreille unter besonderer Berücksichtigung der Muskulatur und der Torsion (Diptera: Dolichopodidae). — Beitr. Ent. 16, p. 61—72.

CHILLCOTT, J. G. T. (1958): The comparative morphology of the male genitalia of Muscoid Diptera. — Proc. 10th Congr. Ent. 1, p. 587—592.

COLE, F. R. (1927): A study of the terminal abdominal structures of male Diptera (two-winged Flies). — Proc. Calif. Acad. Sci. (4) 16, p. 397—499.

COLLESS, D. H. & McALPINE, D. K. (1970): Diptera (Flies), in: The Insects of Australia, p. 656—740. Melbourne (University Press).

COLLIN, J. E. (1944): The British species of Anthomyzidae (Diptera). — Ent. Mo. Mag. 80, p. 265—272.

CRAMPTON, G. C. (1942): Guide to the insects of Connecticut VI. The Diptera or true flies of Connecticut 1. The external morphology of the Diptera. — Conn. State Geol. Nat. Hist. Survey, Bull. 64, p. 1—507.

CZERNY, L. (1928): Clusiidae, in E. LINDNER, Die Fliegen der paläarktischen Region VI. 1, p. 1—12.

EMDEN, F. I. (1950): *Mormotomyia hirsuta* Austen (Diptera) and its systematic position. — Proc. R. ent. Soc. London (B) 19, p. 121—128.

— (1965): Mucidae, in The Fauna of India and adjacent countries, Diptera 7, Muscidae, pt. 1. Calcutta.

FERRIS, G. F. (1950): External morphology of the adult, in M. DEMEREC, Biology of *Drosophila*, p. 368—419. New York.

FREY, R. (1952): Über *Chiropteromyza* n. gen. und *Pseudopomyza* Strobl. — Notulae ent. 2, p. 5—8.

— (1958): Studien über südostasiatische Dipteren VI. — Notulae ent. 38, p. 37—51.

GOUIN, F. (1949): Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (N. S.) 28, 4, p. 167—269.

HARDY, D. E. (1962): Insects of Macquarie Island. Diptera: Coelopidae. — Pacific Insects 4, p. 963—971.

HENDEL, F. (1908): Fam. Muscaridae, Subfam. Pyrgotinae. — Genera Ins. 79, p. 1—33.

HENNIG, W. (1952/68): Die Larvenformen der Dipteren, Band 3. Berlin (1952. Neudruck 1968).

— (1955—64): 63b. Fam. Muscidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region, Band VII 2. Stuttgart.

— (1958): Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. — Beitr. Ent. 8, p. 505—688.

— (1965a): Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 141, p. 1—100.

— (1965b): Die Acalyptratae des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipterengruppe. — l. c. 145, p. 1—215.

— (1966a): Phylogenetic Systematics. Urbana etc.

— (1966b): Conopidae im Baltischen Bernstein (Diptera; Cyclorrhapha). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 154, p. 1—24.

— (1967): Neue Acalyptratae aus dem Baltischen Bernstein (Diptera: Cyclorrhapha). — l. c. 175, p. 1—27.

— (1968): Kritische Bemerkungen über den Bau der Flügelwurzel bei den Dipteren und die Frage nach der Monophylie der Nematocera. — l. c. 193, p. 1—23.

— (1969a): Neue Übersicht über die aus dem Baltischen Bernstein bekannten Acalyptratae. — l. c. 209, p. 1—42.

— (1969b): Neue Gattungen und Arten der Acalypteratae. — Canad. Ent. 101, p. 589—633.

— (1969c): *Holopticander*, eine neue Gattung der Lauxaniidae, mit Bemerkungen über die Gattung *Hypagoga* (Diptera: Acalyptratae). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 192, p. 1—6.

— (1970): Insektenfossilien aus der unteren Kreide II. Empididae (Diptera, Brachycera). — l. c. 214, p. 1—12.

HERTING, B. (1957): Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. — Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere 45, p. 429—461.

HEYMONS, R. (1943): Biologische Beobachtungen an Sphaeroceriden (Borboriden). Ein Beitrag zur Kenntnis der Phoresie bei den Dipteren unter Berücksichtigung morphologischer Merkmale. — l. c. 40, p. 93—116.

HORI, K. (1960): Comparative anatomy of the internal organs of the Calyptrate Muscoid Flies 1. Male internal sexual organs of the adult flies. — Scient. Rep. Kanazawa Univ. 7, p. 23—83.

KIM, K. CH. & COOK, E. F. (1966): A comparative external morphology of adult Sphaeroceridae (Diptera). — Miscell. Publ. Ent. Soc. America 5, p. 78—100.

MALLOCH, J. R. (1933—34): Acalyptrata, in Diptera Patag. S. Chile 6, 4, p. 177—392.

MCALPINE, D. K. (1958): A key to the Australian families of Acalyptrate Diptera. — Rec. Austral. Mus. 24, p. 183—189.

— (1960): A review of the Australian species of Clusiidae. — l. c. 25, p. 63—94.

— (1965): A new genus and species of Pallopteridae (Dipt., Schizophora) from Papua. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 89, p. 218—220.

— (1966): Description and biology of an Australian species of Cypselosomatidae, with a discussion of family relationships. — Austral. Journ. Zool. 14, p. 673—685.

MCALPINE, J. F. (1962): The evolution of the Lonchaeidae. Univ. Illinois, Thesis, Ph. D., Zoology.

— (1963): Relationships of *Cremifania* Czerny and description of a new species. — Canad. Ent. 95, p. 239—253.

— (1967): A detailed study of Ironomyiidae (Diptera: Phoroidea). — Canad. Ent. 99, p. 225—236.

— (1968): Taxonomic notes on *Eurychoromyia mallea* (Diptera: Eurychoromyiidae). — l. c. 100, p. 819—823.

MCALPINE, J. F. & MUNRO, D. D. (1968): Swarming of Lonchaeid Flies and other insects, with descriptions of four new species of Lonchaeidae (Diptera). — l. c. 100, p. 1154—1178.

MEIJERE, J. C. H. DE (1902): Über die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. — Zool. Jahrb., Anat., 15, p. 623—692.

MICKOLEIT, G. (1967): Das Thoraxskelett von *Merope tuber* Newman (Protomecoptera). — Zool. Jahrb., Anat., 84, p. 313—342.

NACHTIGALL, W. (1968): Gläserne Schwingen. München.

NEUMANN, H. (1958): Der Bau und die Funktion der männlichen Genitalapparate von *Trichocera annulata* Meig. und *Tipula paludosa* Meig. (Dipt. Nematocera). — Deutsche Ent. Zeitschr. (N. F.) 5, p. 235—298.

PAPAVERO, N. (1964): Sôbre o género *Somatia* Schiner. — Papéis Dept. Zool. S. Paulo 16, p. 57—61.

PRADO, A. P. DO (1969): Syringogastridae, uma nova famiglia de Dípteros Acalyptratae, com a descrição de seis espécies novas do género *Syringogaster* Cresson. — Studia Ent. (N. S.) 12, p. 1—32.

RUBTZOW, J. A. (1951): K morfologii i ewoljutzii brjuschka i polowych pridatkow much — fazii (Diptera, Phasiidae s. l. — Trudy wjesojusnogo entomolog. Obschtschestwa 43, p. 171—249.

SALZER, R. (1968): Konstruktionsanatomische Untersuchungen des männlichen Postabdomens von *Calliphora erythrocephala* Meigen. — Zeitschr. Morphol. Tiere 63, p, 155—238.

SCHNEIDER, D. (1964): Insect antennae. — Ann. Rev. Ent. 9, p. 103—122.

SÉGUY, E. (1938): Mission scientifique de l'Omo. Diptera I. Nematocera et Brachycera. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (N. S.) 8, p. 319—380.

— (1940): Croisière du Bougainville aux îles australes françaises IV. Diptères. — l. c. 14, p. 203—267.

— (1965): Morphologie du *Listriomastax litorea* End. — Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 37, p. 139—144.

SONDHI, K. C. (1962): The evolution of a pattern. — Evolution 16, p. 186—191.

— (1963): The biological foundations of animal patterns. — Quart. Rev. Biol. 38, p. 289—327.

SPEIGHT, M. C. D. (1969): The prothoracic morphology of Acalyptrates (Diptera) and its use in systematics. — Trans. Roy. ent. Soc. London 121, p. 325—421.

SPENCER, K. A. (1969): The Agromyzidae of Canada and Alaska. — Mem. Ent. Soc. Canada 64, p. 1—311.

STEYSKAL, G. C. (1957a): The postabdomen of male Acalyptrate Diptera. — Ann. Ent. Soc. Amer. 50, p. 66—73.

— (1957b): A revision of the family Dryomyzidae. — Papers Michigan Acad. Sci. 42, p. 55—68.

— (1958 a): Notes on nearctic Helcomyzidae and Dryomyzidae. — l. c. 43, p. 133—144.

— (1958 b): The genus *Somatia* Schiner. — Rev. Brasil. Ent. 8, p. 69—74.

— (1961): The genera of Platystomidae and Otitidae known to occur in America North of Mexico. — Ann. Ent. Soc. Amer. 54, p. 401—410.

— (1964): Two cases of abnormal development in male postabdomens of flies of the family Sciomyzidae (Diptera). — Papers Michigan Acad. Sci., Arts, Letters 49, p. 195—198.

— (1965): The subfamilies of Sciomyzidae of the world. — Ann. Ent. Soc. Amer. 58, p. 593—594.

Stone, A. et alii (1965): A Catalog of the Diptera of America North of Mexico (Agriculture Handbook No. 276). Washington, D.C.

Sturtevant, A. H. (1925—26): The seminal receptacles and accessory glands of the Diptera, with special reference to the Acalypterae. — Journ. New York Ent. Soc. 33, p. 195—215 (1925) und l. c. 34, p. 1—21 (1926).

Theodor, O. (1963): Über den Bau der Genitalien bei Hippoboscidae. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 108, p. 1—15.

— (1967): An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of Nycteribiidae (Diptera) in the British Museum (Nat. Hist.). London.

Thorpe, W. H. (1931): The biology, post-embryonic development and economic importance of *Cryptochaetum iceryae* (Diptera, Agromyzidae) parasitic on *Icerya purchasi* (Coccidae, Monophlebini). — Proc. Zool. Soc. London 1930, p. 929—971.

Verbeke, J. (1952): Psilidae, in: Explor. Parc Nat. Albert 78, p. 1—64.

— (1962): Contribution à l'étude des Tachinidae africains. — Explor. Hydrobiol. Lacs Kivu, Édouard et Albert (1952—1954). Rés. scient. III, 4, p. 1—187.

Vockeroth, J. R.: Diptera of Nepal, Anthomyzidae. — Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (B). Im Druck.

Wenzel, R. L., Tipton, V. J. & Kiewlicz, A. (1966): The Streblid Batflies of Panama, in: Wenzel & Tipton, Ectoparasites of Panama, p. 405—675. Chicago.

Anschrift des Verfassers:
Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3